三 重 県 立 大 学

水 産 学 部 紀 要

第 5 巻

Journal of the Faculty of Fisheries Prefectural University of Mie

Vol. 5

Published by the Faculty of Fisheries,
Prefectural University of Mie,
Tsu, Mie Prefecture, Japan

1960～1962

目　　次

CONTENTS

正　誤　表
(Evrata)

田　三　朗：1961三重県大水産学部紀要
第5巻　第2号　190—370

行	正	誤
10	背鰭	脊髄
10	便宜	便宜
3	本節第5項	第2章第2節
脚註	危険率	危険
22	a =1.0	a=0.1
16	鰭条数	鰭系数
17 18 23	末部曲節	毬糸体
2	Stannius	Stanius
28	としての	としこの

Studies on the Mechanism of Shell- and Pearl-Formation in Mollusca

(*With 21 Text-Figures and XIII Plates*)

TADASHI TSUJII
Faculty of Fisheries, Prefectural University of Mie

Contents

Introduction

The mechanism of the secretion of shell forming substance and the associated phenomenon of pearl formation have much attracted the attention of students and on the basis of lots of observations chiefly made from the morphological standpoint, various theories have been erected. The recent studies have been carried out from the physiological, biochemical and cytological points of view. Especially, the use of artificial radioactive isotopes (mainly Ca–45 & P–32) has provided the elucidation of the turnover mechanism of calcium in the process of forming shell with a great advantage.

The works heretofore published have made it clear that the shells of bivalves are composed of three regularly arranged layers—periostracum, prismatic and pearl layer—and that the formation of these owes to the activities of the marginal zone of mantle fold and of the mantle epithelium which faces to the inner surface of shell.

Nowadays, the artificial production of pearl is worked out by transplanting the epithelium of the mantle of a pearl oyster into its gonad so as to provoke the regeneration of the epithelium around the "pearl nucleus" inserted at the same time. The epithelium, entirely covering the "nucleus", forms a closed sac, the so-called pearl sac, the activity of which results in the formation of the pearl.

The author has made a study on the histology of mantle epithelium, of its underlying tissue and of pearl sac epithelium together with its surroundings from cytochemical as well as histochemical point of view. His observation has consisted in disclosing the dynamic state of morphology, that is, in elucidating the mutual relationship among the functions of reactive groups which play some parts in the formation of shell and pearl. In the case of pearl formation, taking the local reactions of the tissue surrounding the "nucleus" (degeneration, congestion, exudation, infiltration and proliferation of constituents cells and activities of wandering cells) into consideration, he has also made another observation as regards the function of the regenerated pearl sac epithelium. A comparative study on the pearl layer pearl (normal one) and the abnormal pearl in the stage of their formation has been made.

Acknowledgement

The present study was made under the instruction of Dr. Yaichiro Okada, Dean of the Faculty of Fisheries, the Prefectural University of Mie, in three different places, at the laboratory of the University, at Hamashima Marine Biological Laboratory attached to it, and at the National Pearl Research Laboratory, Kashikojima, Mie Prefecture.

The author is indebted to Dr. OKADA and Prof. SUEO M. SHIINO, Director of Hamashima Marine Biological Laboratory, both of whom have helped him in every possible way throughout the entire course of the study and in publishing the results.

He also wishes to express his thanks to Dr. SUN'ICHI TAKATSUKI, Prof. of Zoology in Tokyo University of Education, for his invaluable advices and criticism, and to Prof. HIDEO OTA, Department of English, Prefectural Women's University of Aichi, for his kindness in reading over and correcting the manuscript.

His thanks are also due to Mr. KATSUO TAKAYAMA, Director of the National Pearl Research Laboratory, and Mr. AKIRA MACHII, the stuff in that laboratory, for his favor of coutesy in providing the laboratory facilities, which made the present study pretty feasible.

I. History of Studies on Shell- and Pearl-Formation

People ought to have already known in ancient time that pearls were the products of shellfishes when they used these for food.

Historically, study on the pearl formation was the earlier subject of human beings compared with that on the shell formation; this is comprehensible from the old customs of the races, from the ancient remains and from the descriptions of their histories. For ancient people and their posteriors, the origin of pearl was a mystery, the gate of which they tried to open with their small knowledge in those days.

As early as the first century, the Roman botanist, C. PLINIUS declared, "Pearl-formation is influenced by the quality of the dew-drops on the shell." In the third century, the artificial production of pearls was mentioned by PHILOSTRATUS of Greece, in "The Vita Apalloni". In the East, we have the Gokanjo edited by HANYO (a Chinese) of the So-Period, saying that they learnt the necessity of multiplying shell for the production of pearl and that they realized it in about 80 A.D. It is also said that CARL LINNÉ invented in 1748 the method of the artificial production of pearl.

It seems quite natural that the people enchanted by the luster and color of pearl and struck with the wonder of nature should have been eager to get the pearl itself rather than to try to make out the cause of pearl-formation. Before the days of scientific studies on the shell- and pearl-formation, there came the first research into the origin of pearl-formation. This stage may be generally classified into the following periods.

I. The period of the theory of superstitious origins: this is the theory the majority of people had believed and relied upon down to the seventeenth centry, without any scientific ground or authority.

The followings belong to this theory.

a) The doctorine that dew changes into pearl (C. Plinius), b) the lightning doctorine (Greek people), c) the doctorine of the humors of shell (Anselmus de Boot, 1909).

II. The period of the theory of "nucleus" origin: The period of superstitious origin was followed by this period. After a close observation of pearl, people considered that it was nothing but the local congelation of the mother of pearl and they arrived at the conclusion that both the pearl and the shell were of the same material. Thus they attached much importance to the "nucleus", around which the kernel layers of pearl grew concentrically to form a pearl. As for the substance to be serviceable as "nucleus", they considered it in various ways.

a) Sand-nucleus theory: this was advanced by the discovery of a sand grain at the center of pearl (E. Redi, 1671). b) Ovum-nucleus theory: in this theory, which was chiefly based on the observation on the freshwater mussel, the ovum perished within the ovary was believed to become the "nucleus" of pearl (Sandius (1673), Home (1826)). c) Parasite theory—the theory of other fauna-nuclei: this has been resulted from the finding of parasites or insects in the center of pearl. Baer (1830) said that the origin of pearl was *Aspidogaster*, a parasite of *Anodonta*. De Filipi (1856) found the cercaria of *Diatomum duplicatum* in the center of pearl. Kunchenmeister (1856) recognized the fact that the larva of *Atax ypeilophorus*, which had formed a sac inside the mantle, got outside after the completion of its growth and the sac thus made empty became covered with shell-lime so as to be changed into a nucleus. Mobius (1858) also found the remnant of the parasite, *Meleagriana margaritifera*, in a pearl. Dubois (1901) observed that the lime grains which were accumulated around the distoma and covered also the inner face of the mantle of *Mytilus edulis* would increase little by little in size untile they covered completely the circumference of the parasite and that after its death a pearl would be formed.

Similar parasite theories were established by Jameson (1902 and 1903), by Giard (1903), by Seurat (1906a and b) and by Herdoman (1904, 1905 and 1906). Alverdes (1913) also reported that in some cases the remnants of other animals (insects or other small beings) were found within the pearl.

These belong to the cases in which under abnormal conditions the external factors are introduced into the pearl formation. But there are cases in which the inner material derived from the shellfish itself gather to form "nuclei".

d) The theory of interstitial grain: Hessling (1858, 1889) discovered the fact that the conchiolin superfluous for the secretion of shell had become "nucleus" within the mantle or inside the body of shellfish. After flaking away over six hundred natural pearls, Rubbel (1911a and b) reported that he recognized

at their center a lumpy material, sometimes brown sometimes yellowish in color, which apparently bore a close resemblance to conchiolin.

In the period of nuclear origin they thought, where there was a nucleus there a pearl should be formed. But HESSLING (1856, 1859) imagined that the pearl sac was necessary for the formation of pearl and that the outer surface of the mantle would enter into the living body for varieties of causes. JAMESON (1902 and 1903) considered that the epithelial cells on the outer surface of mantle should be necessary for shell formation and explained the process in such a way that, through the stimulation caused by the parasite which had invaded into the body of shellfish, the connective tissue should have secondarily changed into the epithelial cell of pearl sac, where the mother of pearl was secreted. As a results of his observation on the epithelial cell organism in 1903 and 1906, STRASSEN announced that the tissue, which protects and supports the epithelium from below —the connective tissue of mantle—, would play an important part in the epithelium formation.

This means that where there is a connective tissue in the mantle, the pearl sac may be formed independently of the presence or absence of "nucleus", and that whether it may take place under normal or abnormal conditions, the epithelial cells sunken below reach the connective tissue, the trending stimulation of which causes them to form a pearl sac amidst the tissue.

The shell of Mollusca which had been regarded as a production from the external world was thus recognized as originating in a secretion from the mantle and the growth of shell as being brought out by the perpetual addition of calcium to the preexisting shell. REAUMUR considered in 1710 that a shell may grow in accordance with its replenishing with the nourishments uptaken by the mantle.

In 1717, REAUMUR gave a scientific explanation on the structure of pearl and shell. He concluded that a formation of pearl proceeds in the same way as that of the mother of pearl, both being a secretion from the original living body. He tried in *Mytilus* to ascertain the relation between the color of pearls and that of mantle and got the result that the pearl formed in the region where a mother of pearl white in color is secreted shows concentric arrangement of thin pearl layer. This apparently indicates that the pearl is nothing but a globular shell and consists morphologically, physically as well as chemically from the very same material as that of the shell.

Even in these days, HERISSANT (1766) still maintained that the shell was formed by a direct transformation of tissue, which resemblance a certain extends of taking place in the development of the bones of vertebrates. This view receives no support.

ROURMAN (1808) insisted that the calcium secreted out of the living part of a molluscan would abandon the function as a living thing and would merely take

the nature of an inorganic substance crystallizing after the physical law.

BOWEBANK (1844) and CARPENTER (1844) found inside the shell a figure which reminded them of polygonal epithelial cells, and concluded that the calcium of shell would be secreted from the epithelium of mantle. They believed that the growth of shell would be initiated by the secretion of conchiolin layer from a definite region of mantle epithelium, followed by the addition of prismatic layer from the neighbouring region and completed by the final settlement of pearl-layer secreted from the epithelial cell of the pallial zone of mantle. This was ascertained by them from the observations on the three layers of shell and from the experiment on the regeneration of shell. It is, however, doubtfull whether or not the secretory function of the material is ascribable to the entire outer surface of mantle.

In the presence of three different regions which secrete conchiolin, prismatic layer and pearl layer respectively HESSLING (1858) took occasional appearance of the pearl having the three layers to tell the fact that the pearl might have moved about over those regions before it became as such.

MOBIUS (1858) considered the pearl nothing but a shell having concentric structure, becase of their identity in the material constituting them. He found, however, that the deposition of layers was not always undergone in the same order as in the case of shell and the number of them was not constant. MOYNIER de VILLEPOIX (1893) and BIEDERMAN (1901) reported in the mantles of *Andonta* and *Mytilus* two types of cells, one secreting conchiolin layer and the other $CaCO_3$ and discoverable all over the mantle surface. They regarded the periostracum as a formation from the entire mantle which consists of the former type of cells and the anlage of prismatic layer laid down over that layer as making a growth and as being connected together into a continuous polygonal prismatic layer, CARL (1910) said that the epithelial cells of pearl sac may be able to secrete all three layers of pearl and, therfore, one and the same cell may display three different, successive biological functions, on account of which various states of stratification of layers arise.

RUBBEL (1911a and b) related that the marginal part of mantle up to the line, by which it sticks to the shell, may have an ability to secrete conchiolin and prismatic layer and the epithelial cells on the more internal region, which may secrete normally the pearl layer only, may also be able to secrete both conchiolin and prismatic layers in case where shell-regeneration takes place. The epithelial cells of pearl sac have, according him, always a similar alteration of secretory function.

DUBOIS (1906) said, on the other hand, that the epithelium which has been converted into a pearl sac can secrete neither prismatic nor pearl layer, but conchiolin alone, and that the pearl layer may be a product of wandering cells

containing calcium, which scatter at first within the connective tissue and settle down later on the surface of "nucleus" by breaking into pearl sac. He believed the calcium layer secreted by them to become always a pearl layer and the prismatic layer of pearl to be derived from the secondary transformation of the pearl layer.

Boutan reported in 1923 that "The calcareous material arises in special amoeboid cells which tranverse the epithelium. The latter forms the concentric layer of conchiolin."

In Japan, in 1907, Tatsuhei Mise took the patent," the needle utilizable for the insertion of the nucleus into the mantle tissue for the purpose of producing a pearl." (Patent No. 12598), from which our technique of the artificial production of pearl has begun. In 1913, Alverdes succeeded in obtaining a pearl by the injection of the epithelial cells of the outer mantle surface into the connective tissue of mantle. In 1917, Tokichi Nishikawa obtained the patent that "the method of pearl production consists in cutting off the tissue slice of a living shellfish which includes the cells to be destined to form a pearl sac and the surrounding connective tissue and in inserting them together with or without any appropriate nucleus into the tissue of one and the same, or other shellfish." Kokichi Mikimoto in 1918 obtained the patent on a method of obtaining a cultured pearl which consists in inserting the nucleus, which is warpped by the mantle tissue capable of the secretion of pearl substance and tied up with a silk string at one end so as to be completely enclosed by the tissue, into the subepithelial tissue of another oyster mantle in a way of a surgical operation. Subsequent to removal of the string which in feasible owing to the contraction of the muscle, culturing the operated pearl oyster in the sea-water make the nucleus to be wrapped by the pearl layer. The pearls obtained by those means have been on the market. Those methods consist in getting pearls naturally or artificially by the insertion of the outer surface cells, which are secreting the pearl material, into the mantle tissue or into the gonad. The epithelial cells inserted in this way form together with the connective tissue a pearl sac, which is, so to speak, an "inner mantle" secreting pearl material.

In 1931, Tanaka expressed his view that the epithelial cells of the mantle of pearl oyster may not show any tendency to form a pearl sac even inside the body, and the pearl sac may originate in the alteration of function in the secretory glands and the epithelial cells of mantle due to some pathological causes. This theory is not prevailing nowadays.

De Waels (1930) has proved the presence of the extra-pallial fluid in the space between the mantle and the shell of *Anodonta cygnea*. Consecutive layers of shell are, according him, derived from the decomposition of a "protein-carbonate-calcaire" substance existing both in the blood and in the extra-pallial

fluid. On exposure to the air, the fluid becomes dissociated so as to precipitate conchiolin and calcareous material. Crystalization of calcium carbonate from this colloidal solution and the detail of mineralogical structure of this carbonate would probably purely depend upon physicochemical conditions, which have not yet been ascertained.

After close of the war II, riding on the swelling waves of physics and chemistry, histochemistry and biochemistry have made a great progress. Many of the students are now re-investigating the shell- and pearl-formations with new improved methods and with various hypotheses.

The fields of investigations may be classified into following categories:

1) Histological studies on the structures of mantle and pearl sac.

2) Morphological studies on the secretory activities of mantle and pearl sac.

3) Histo- and Bio-chemical studies on calcium metabolism.

4) Histo- and Bio-chemical studies on proteins and polysaccharides.

5) Studies on the causes of abnormal pearl formation.

The history of recent studies in each of the fields will be alluded in the corresponding article.

II. Material and Methods

The experiment was chiefly carried out based on two years old specimens of *Pteria (Pinctada) martensii* DUNKER taken from the pearl oyster bed of the National Pearl Research Laboratory in Ago Bay. The youngest specimens used were one to two months old and the oldest ones were four years old. *Meretrix meretrix lusoria* (GEMELIN) and *Venerupsis* sp. were collected from the beach near Tsu, Mie Prefecture and kept in the sea water for one to two days in the laboratory. *Corbicula japonica* PRIME, a brackish bivalve, was gathered at the estuary of the Tōse River in Tsu. As for freshwater bivalves, *Anodonta* sp. was taken near Yokkaichi, Mie Prefecture, and *Hyriopsis schlegelii* (MARTENS) was from Lake Biwa, Shiga Prefecture. Both of them were kept in the experimental pond of the University.

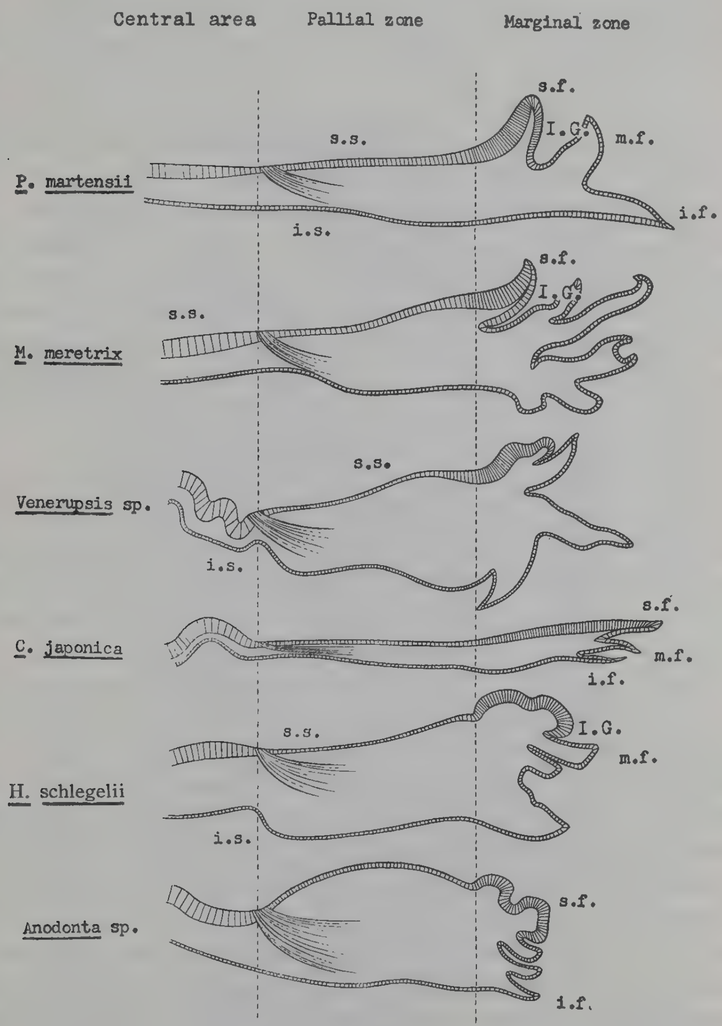
Insertion of ordinary nucleus and of paraffin nucleus necessary for the observations of the structure of pearl sac and seed pearl were made with every caution by the expert at the National Pearl Research Laboratory.

After the insertion, the pearl oyster were kept at the farm of that laboratory.

The detailed procedure of fixing mantle, pearl sac and other organs will be mentioned in each of the following chapters.

For the sake of convenience for description, the mantle is divided into

three zones (marginal, pallial zone and central area). Topography of the zones is shown in Text-Figure 1.



Text-Figure 1. Showing the transverse sections of the mantle and its names that the author used in this paper.

s.s.: shell surface, i.s.: inner surface, i.f.: inner fold, m.f.: middle fold, s.f.: shell fold, I.G.: interfold groove between shell fold and middle fold.

III. Morphological Structure of Mantle and Pearl-Sac

Up to the present, many of the authors have been attentive to their observation on the structure of the mantle of lamellibranchs. In 1888 and 1890, Berhard Rawitz made detailed studies on the structure of the oyster mantle. Studies were made by a number of authors on *Anodonta*, *Codakia*, *Venus*, *Tellina*, *Pecten*, *Venerupsis*, *Mytilus* and *Ostrea*. As to the structure of the mantle of pearl oyster (*Pteria* (*Pinctada*) *martensii* Dunker), it was studied by Tanaka (1931), Hayashi (1937, 1938 and 1939), Ojima (1950, 1952), Kawakami (1952, 1953), Tsujii (1953), Nakahara and Machii (1956) and Takayama and Nakahara (1956). Under normal circumstances, the mantle of bivalves secretes three parallel layers (periostracum, prismatic and nucreous layers) respectively from different regions. According to Boutan (1912) and Kawakami (1952), however, these regional differences in secretory functions are liable to be altered in case of regeneration or under other abnormal conditions. Kobayashi (1951a and b) stated further that the mantle of pearl oyster is different in its functions according to the age of the animal and to the change of environmental factors.

Turning to the pearl sac, it is important in inserting the cut piece of pallial zone of mantle into the gonad of another pearl oyster that the outer surface (shell surface) is in contact with the inserted nucleus. After insertion, the surface of the epithelium becomes regenerated so as to cover the nucleus entirely. The regenerating epithelium grows into an one-layered sac, which we call pearl sac. The time required for the completion of the sac depends on the temperature of water. The structure of pearl sac and the process of its formation were studied by Tanaka (1931), Kawakami (1953, 1954), Tsujii (1952) and Nakahara and Machii (1958). As to the freshwater mussel (*Hyriopsis*), Ojima and Watanabe (1953) reported that the pearl sac formation is rather variable in its speed in accordance with the water temperature. From these, the pearl sac is normally composed of discoidal epithelium similar to that constituting the outer surface of pallial zone of mantle, though it contains at times mucous cells. They alluded further of the pearl within the pearl sac as growing more rapidly in summer and fall than in winter, when the growth is almost suppressed and the pearl shows a cylindrical shape. It was stated that there are two types of pearl sacs producing an abnormal pearl: one is composed of very tall cylindrical epithelial cells and the other of edematous cells.

On the mechanism of the formation of natural and seed pearls, Rubbel (1911a and b) and other authors made an observation on the pearl sac of *Margaritana margaritana margaritifera*. Motomura (1951) also made a study on the structure of pearl sac and the mechanism of formation of seed pearl on the basis of the artificial pearl production.



Text-Fig. 2. Marginal zone of the mantle of *Pteria* (*Pinctada*) *martensii* DUNKER fixed in ZENKER's fluid and stained by AZAN's showing large unicellular glands with eosinophile granules occuring in the subepithelial connective tissue of middle fold. ×86.4

As pointed out by Reaumur (1717) the pearls is a globular shell which is quite the same as in the shells in their histological, physical and chemical characters. Starting from this fact, the author tried to make out the normal structure of mantle which is forming shell and of pearl sac producing pearl in detail, both of these resulting from various metabolic functions which are working together in a complicated system.

Material and Methods

The pearl oysters with a "nucleus" or paraffin "nucleus" inserted were kept at the farm of the National Pearl Research Laboratory. Mantles and tissues containing pearl were fixed in 10% neutral formalin, absolute alcohol-formalin sol., Carnoy's solution, chilled aceton and osmic acid. In order to prevent the contraction of mantle, the shellfishes were anesthetized prior to the fixation by dropping the alcohol saturated with menthol into the sea water in which they were kept. The entire young specimens, or the tissue containing the inserted nucleus were decalcified by 5% aqueous solution of trichloracetic acid, or the acidic sea water saturated with CO_2 gas. After washing, the decalcified samples were dehydrated with ascending series of alcohol and embedded in paraffin for sectioning.

Observation

Pteria (*Pinctada*) *martensii* Dunker

In the marginal zone, three folds of mantle (inner, middle and shell or outer folds) were covered by a single layer of cylindrical, or discoidal epithelium (Plate I Fig. 1). The epithelium contained melanin and other pigment granules in the cytoplasm of the constituent cells, but their distribution was not uniform throughout the extension of marginal zone.

Inner fold: Dark brownish to blackish pigments were concentrated in the discoidal epithelium, but the stainability of cytoplasm with dyes was not very strong. With Azan staining, many unicellular glands containing orange-colored granules were observable in the subepithelial region.

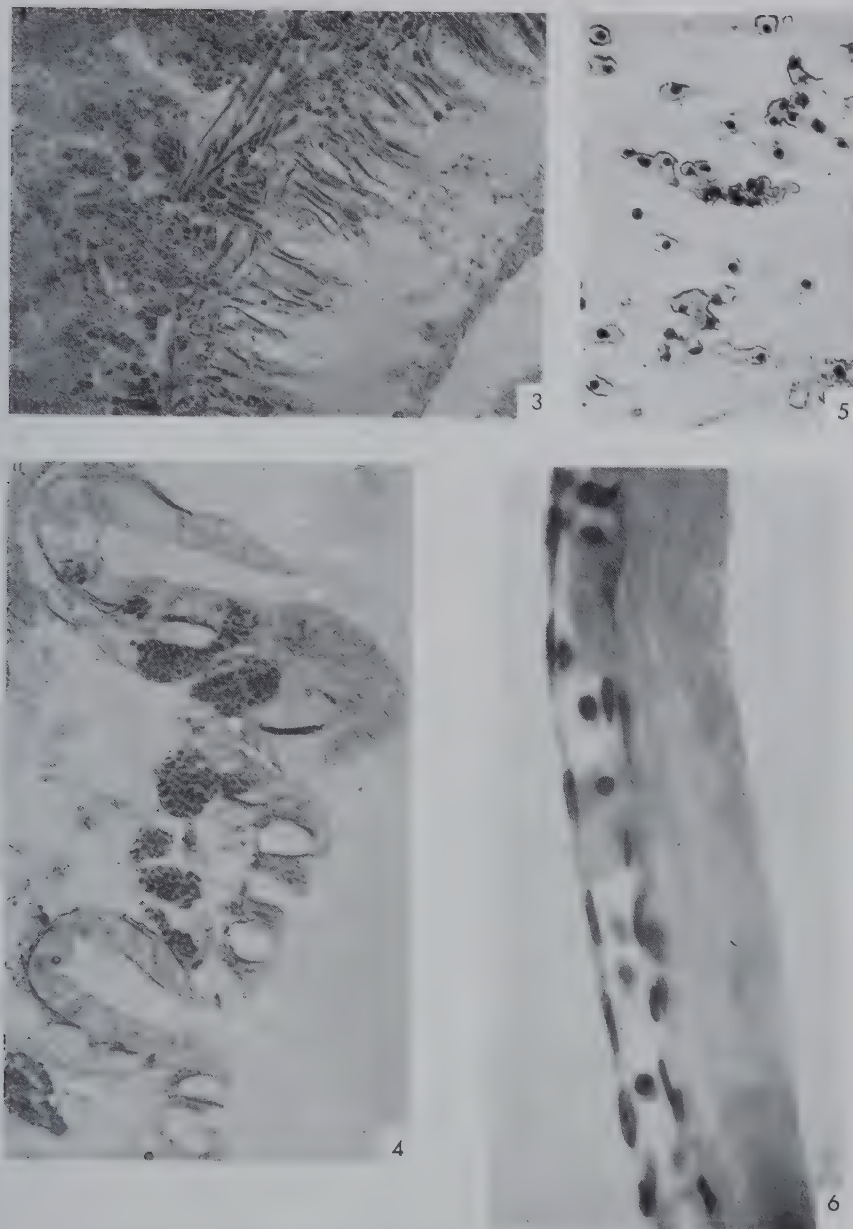
Middle fold: The epithelial cells covering the middle fold were of cylindrical shape much taller than those on the inner fold. Cytoplasm of cells lining

---

Text-Fig. 3. Higher magnification of the unicellular glands shown in Text-Fig. 2 indicating their secretion of granules through their openings and the wandering cells fallen into the periostracal groove. ×384

Text-Fig. 4. Higher power photograph of the glands distributed among the epithelial cells and in the subepithelial area taken from the shell surface of the mantle of pearl oyster. Fixation in Zenker's fluid, staining in Azan's. ×384

Text-Fig. 5. The cells fallen on the glass slides inserted between mantle and shell; fixation in methylalcohol, staining in Gimsa's. ×873.6



Text-Fig. 6. This picture illustrate the absence of any space between the shell and the mantle taken from a young specimen of pearl oyster (one month after fertilization). Fixation in 10% formalin, decalcification in 5% trichloroacetic acid and staining in haematoxylin-eosin.

the inner side scarcely showed basophilic reaction and contained yellowish brown pigment granules. Cells on the shell side of the fold and with much smaller number of pigment granules had cillia and were stained with basic dye. On the shell side of middle fold, many large unicellular glands filled with eosinophilic large granules (Text–Figs. 2 and 3) were distributing in the subepithelial connective tissue. With the Azan staining, two kinds of granules were discovered.

1) The gland cells filled with orange-colored granules.

2) The gland cells filled with reddish or rosy granules.

When these two kinds of granules were ejected in the lumen between the middle and the shell folds (interfold groove, or periostracal groove) so as to be swollen up, they were much decreased in their staining ability. Wandering cells with a basophilic cytoplasm gathered in the intercellular interstices of the epithelium rich in the apertures of gland and they were also found falling into the interfold groove. In the other portion of the middle fold, the unicellular gland containing the orange-colored granules were distributed on the epithelium or in the subepithelial connective tissue (Text–Fig. 4).

Shell fold: On the side in contact with the shell, the epithelial cells of this fold were slender in shape and contained cytoplasm deeply stained by basophilic dye, by the use of which they were easily be distinguishable from other elements (Plate I Fig. 1, Text–Figs. 2 and 3.). They possessed each a slender nucleus including lots of chromatins and nucleoli and their cytoplasm was filled with basophilic elements which probably have come from nucleus.

On the inner surface of the fold the subepithelial portion were distributed by many large gland cells including large granules purple to red in color. Large gland cells with orange-colored granules were observed among the epithelial cells (Text–Figs. 2 and 3). On the outer surface, however, the gland cells with minute orange-colored granules were distributed merely among the epithelial cells.

Pallial zone: On the inner surface of mantle, the ciliated cylindrical epithelium were stained lightly basophilic with haematoxylin-eosin. Their nucleus, having lot of chromatin, were rod-like in shape and their nucleoli were indistinguishable (Text–Fig. 4). At the base of the cylindrical epithelial cells, there were some vacuole-like cells which were unstainable with haematoxylin-eosin and contained a slender purplish nucleus in the basal portion.

On the shell surface of the mantle, on the other hand, the constituents cells showed a strong basophilic reaction and contained a spherical nucleus, in which the nucleoli were easily discriminated from the abundant chromatin. With the Azan staining, it was found that both epithelial and subepithelical regions were distributed by three kinds of glands which open on the above named surface of the mantle (Text–Fig. 3). They were: 1) the cells with blue granules, 2) those with orange-colored granules and 3) those with purplish

to orange-red granules. The similar kinds of cells much smaller in size were sporadically distributed among the epithelial cells on the inner surface of mantle.

Central area: In the central area, no appreciable difference in their characters were existing between the epithelial cells on the inner surface and those on the outer surface. Cytoplasm of the cells form the latter surface, however, remarkably basophilic in its staining reactions and showed an appearance as if it were strongly condensed. From these facts, it is presumed to that the epithelium has been flattened so much like a plate, that the unicellular glands containing eosinophilic granules has been displaced to the subepithelial region.

When a small piece of glass slide was inserted between the pallial zone of the mantle and the inner surface of the shell, it was observed three hours after the operation that wandering cells and some of epithelial cells were stuck to it (Text-Fig. 5). The protein membranes secreted from the mantle were piled upon those cells sticking to the slide, which were, furthermore, wrapped by them. Twenty-four hours later, the crystals of calcium carbonate made their appearance in the protein membranes. Text-Figure 6 represents the microphotograph of 3 months old pearl oyster taken after decalcification. It shows that the surface of the mantle is in contact with the inner surface of the shell without retaining any interstice between them. It can be seen that the pearl layer has been secreted from the discoidal epithelium, the component cells of which include a similarly shaped nuclei. At the attachment of the adductor muscles the shell is penetrated by muscular fibres. Since the calcium crystals in the decalcified prismatic layer are large in size, large empty spaces surrounded by thick organic membranes were left behind. In the pearl layer, however, owing to the smallness of crystals hardly any space is retained after decalcification, very thin layers stained in light purplish color with haematoxylin-eosin overlapping one upon another. By this difference the two layers, pearl and prismatic, are easily distinguishable from each other.

Venerupsis

Marginal zone: Shell fold, two middle folds and inner fold are present in *Venerupsis* (Plate IV Fig. 11A). The epithelial cells on the shell surface of the shell fold had eosinophilic cytoplasm contained cloudy basophilic substances seemingly derived from the nucleus. Many vacuole-like spaces were found in the space between the adjoining folds (Plate IV Fig. 11A and Plate V Fig 12A). Epithelial cells of the shell fold on the side facing to the middle fold and those of the latter on the side opposite to the former showed a cylindrical shape and secreted an organic substance which builed up the periostracum. They contained each spherical nucleus and a large nucleolus. Their free surface was piled with homogeneous substance which was colored with eosin stain in orange color and extended as far as the edge of periostracum of shell. Epithelial cells on the shell

fold side of the middle fold, on the other hand, were discoidal in shape, slightly eosinophilic and had large spherical nuclei and nucleolei. The large unicellular glands found within the middle fold of *Pteria* (*Pinctada*) *martensii* were small in size, few in number and scattering on the marginal zone. The inner fold was lined with eosinophilic, cylindrical epithelial cells, the nucleus of which showed an accumulation of granular chromatins, but no nucleolus. The basal region of the fold, however, was covered by discoidal epithelial cells with pyknotic nucleus, around which mucous cells were abundantly found.

Pallial zone: The epithelial cells of marginal and pallial zones which are in contact with the shell were slender and cylindrical in shape (Plate V Figs. 12B and C). Although their cytoplasm was usually stained with eosin, they included many small basophilic granules. Nuclei lying in the basal part of the cells showed a pseudomorph, whereas those lying in the apical part showed a pyknosis. These appear to indicate that some of the epithelial cells are degenerating and as the degeneration progresses they become released from the epithelium to adhere to the inner surface of shell. The epithelial cells became shorter and shorter toward the central area and their stainability grew weaker and weaker. A spherical nucleus with a single nucleolus lied at the center of the cells. There were many vacuoles near the central zone of mantle, though they were fewer towards the marginal zone.

Central area: The epithelial cells on the shell surface were much larger in size than those in any other regions of the mantle (Plate V Fig. 12D). Cytoplasm staining lightly showed a reticulated structure. Spherical nucleus was deeply stainable with haematoxylin and contained one or two nucleoli. The epithelial cells on the inner surface, on the contrary, were discoidal in shape and deeply stained by eosin. Inserted among them, there were also two sorts of cells, eosinophilic and basophilic. The subepithelial region of the inner surface of the fold contained wandering cells more abundantly than in the corresponding region of the outer surface.

Meretrix

The folds present on the marginal zone were different from those of *Pteria* and *Venerupsis* in their number and shape, but mantle was almost the same as in the above named species (Plate VI Fig. 13A) in its fundamental structure.

Corbicula

In the marginal zone (Plate VII Figs. 14, 15A, B, 16A and B) the epithelia, which were not in contact with the shell, were composed of discoidal cells having eosinophilic cytoplasm. In the spherical nucleus lying in the center of each cell, no nucleous was recognizable on account of the extreme accumulation of chromatin. The epithelium on the shell surface, however, was constructed by cylindrical cells with basophilic cytoplasm. Owing to the hyperchromatosis of the

nuclear wall, the nucleolus was distinctly perceptible in the center of nucleus. The organic substance, which would turn into the periostracum, was secreted into the periostracal groove interposed between the middle and shell folds. In this region, as stated in *Pteria*, *Venerupsis* and *Meretrix*, the epithelial cells on the shell fold were of cylindrical shape and deeply stained with basophilic dye. On the middle fold, the cells showing discoidal shape and eosinophilic nature had large nucleus and a large spherical nucleolus. The organic substance, destined to the periostracum were piled upon the surface of this discoidal epithelium.

Pallial zone: The epithelial cells on the shell surface were broadly cylindrical and had basophilic cytoplasm (Plate VII Figs. 14 and 17), in which the spherical nucleus and nucleolus were visible. As they drew nearer to the central zone, however, the cells became smaller in size than those in the marginal zone and their cytoplasm was stained lightly. The cells on the inner surface possessed a form different from those on the outer surface and were cylindrical to discoidal in shape. Their cytoplasm were eosinophilic and their nucleolus were inconspicuous.

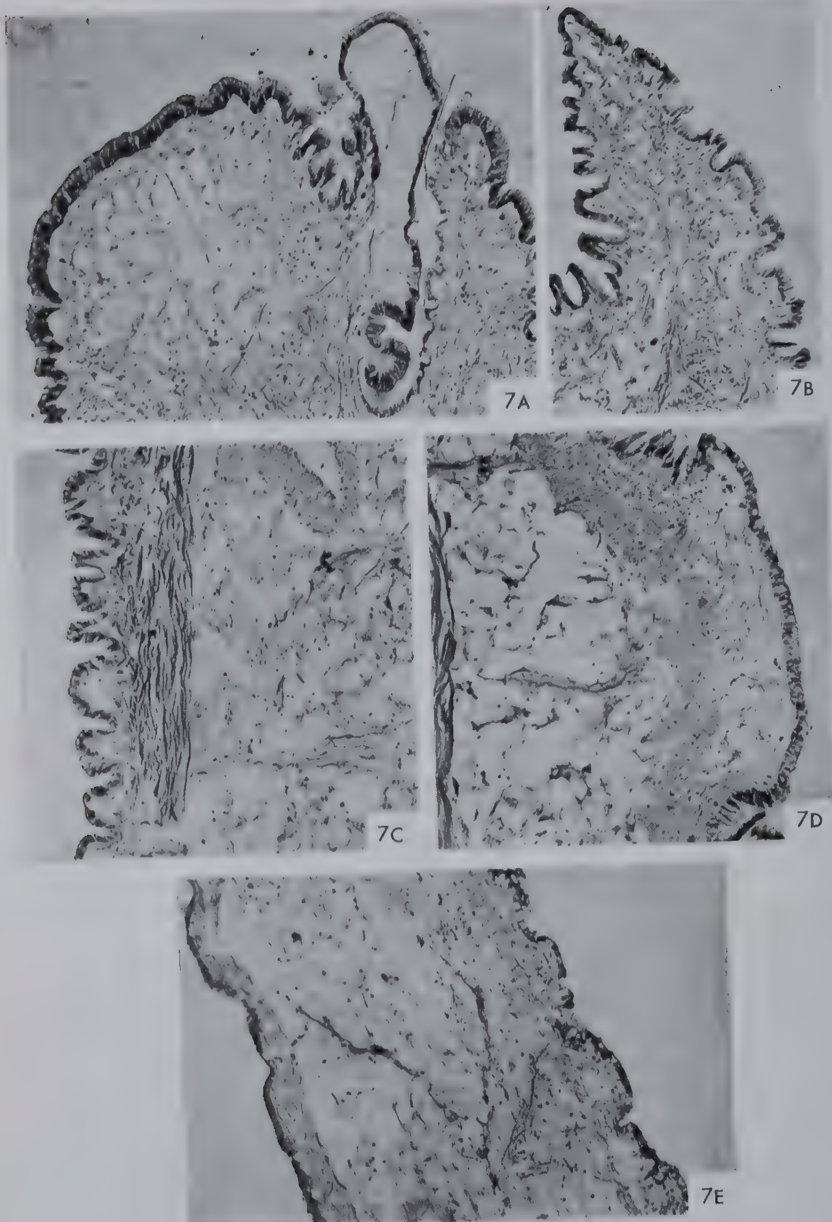
Central area: The shell surface of this area was lined with very tall cylindrical epithelial cells. The cytoplasm was weak in its staining reaction and the nucleus lying on the midway between the center and the top of cells was faintly stained with haematoxylin-eosin. Epithelial cells of the inner surface were discoidal and closely resembling in their characteristics to those on the pallial zone. It must be emphasized that in the subepithelial region of the inner surface lots of wandering cells were accumulated.

Hyriopsis

Marginal zone: Although shell fold, inner fold and middle fold could be discriminated one from another, they were not so distinct as in the abovementioned species. Epithelial cells on the inner surface of the shell fold and those of the middle fold on the side facing to the former were cylindrical and basophile but those of the later opposing to the inner fold showed eosinophile cytoplasm with brownish pigments.

The area, in which the organic substance forming the periostracum was secreted situated on the marginal zone of the mantle as in the case of other bivalves. The unicellular glands, which were detectable in the pearl oyster, were absent from the middle fold. The mantle was distributed by transverse muscle more abundantly on the inner surface than on the outer surface.

Pallial zone: There was no appreciable difference between the epithelium on the shell surface and that on the inner surface (Plate IX Fig. 23A, and Text-Figs. 7C & D). Within the eosinophilic cytoplasm of component cells may fine basophile granules were discovered. In the slender nucleus of the cells on the inner surface, the nucleoli can hardly be discriminable from the accumulation of ordinary chromatins,

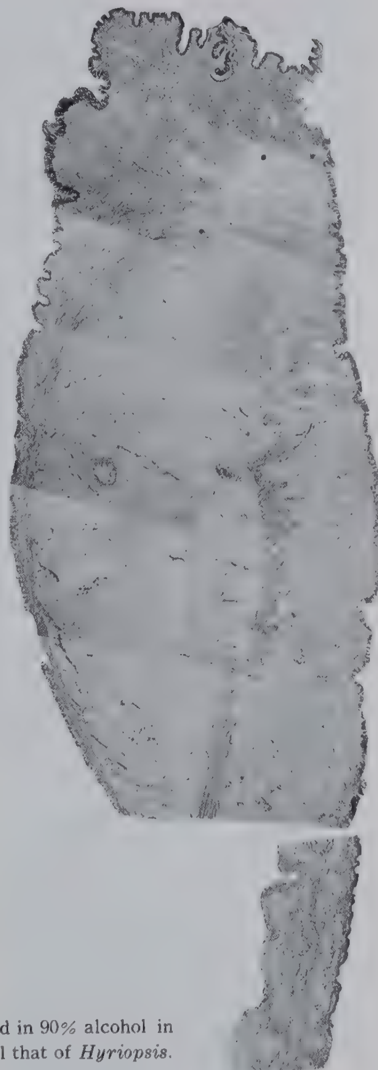

7A
7B
7C
7D
7E

but the round nucleus in the cells lining on the outer surface possessed one or two large spherical nucleoli, which were easily detectable owing to the hyperchromatosis of the nuclear wall. There was abundance of granules deeply stained by haematoxylin in the subepithelial connective tissue of the inner surface. The similar granules found within the wall cells of the blood vessels were usually larger in size than those found within the wandering cells and in the connective tissue, in which they were less abundant than in other tissue.

As they drew nearer to the base of central area the epithelial cells on the outer surface became gradually smaller in size and less strongly stainable with eosin. They contained a vast number of vacuoles in their interior irrespective of their staining ability (Plate IX Figs. 23 A & Text–Fig. 7B)

Anodonta

The structure of the mantle and its pallial zone in *Anodonta* was completely the same as that found in *Hyriopsis*. Epithelial cells of the shell surface of the central area consisted of large cylindrical cells with slightly eosinophilic cytoplasm. On the shell side, the nucleus was found in every case near the top of the cell.



Text–Fig. 8. The mantle of *Anodonta* sp., fixed in 90% alcohol in haematoxylin-eosin. The basic structure is identical that of *Hyriopsis*. ×49.6

Text–Fig. 7. The mantle of *Hyriopsis*, showing the difference of epithelial cells from each zone in their structure. ×86.4

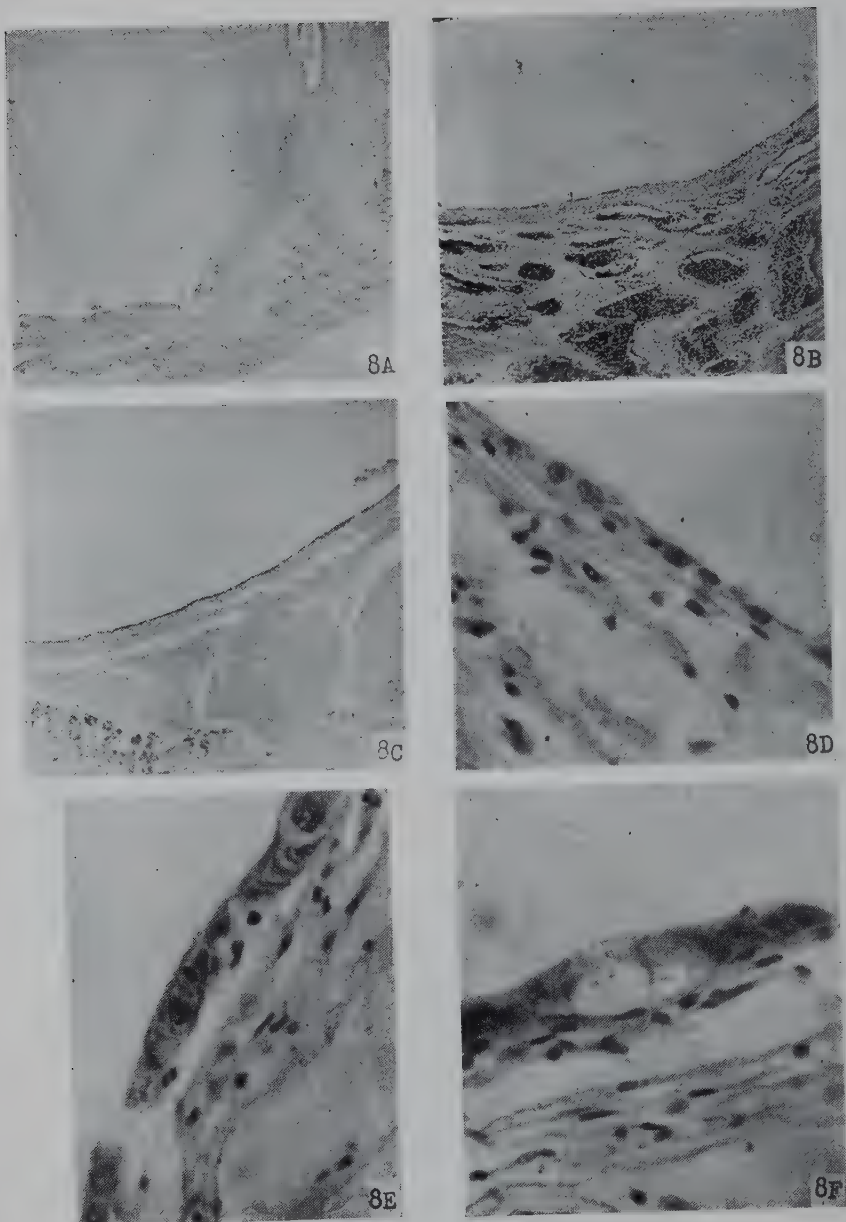
7A Marginal zone of shell fold and middle fold.

7B Inner fold of mantle.

7C Epithelium on the shell surface of pallial zone.

7D Epithelial cell on the inner surface of pallial zone.

7E Central area of mantle: its shell surface corresponding to the left and its inner surface to the right.


8A
8B
8C
8D
8E
8F

Formation of Pearl Sac

Three days after the insertion of a tissue piece into the gonad of pearl oyster, the graft tissue, still living, was not complete in forming a pearl sac (Text–Fig. 8A). In the tissue surrounding the inserted nucleus a large number of injured cells showing an atrophy were observed. Some of them were phagocytosed by the wandering cells which have basophilic cytoplasm and large round nucleus. About 12 days after operation, the epithelial cells of the outer surface of the mantle were regenerated to such an extend as to form a pearl sac, the epithelium of which, however, remained in a state of thin discoidal layer (Text–Fig. 8B). They had a basophilic character, by which they were easily be discriminable from the surrounding tissue. Around the pearl sac, mesenchymatous cells stained in yellow by VAN GIESON's stain made their appearance. In them the following events were occurring.

1) Swelling of fibrin, 2) hypertrophic reaction, 3) transformation of some mesenchymatous cells into wandering cell, 4) penetration of wandering cells into the interior of, or between the epithelial cells of pearl sac.

13 days after the insertion, some of the epithelial cells constituting the pearl sac became hypertrophic and their rod-shaped nuclei were changed into mound ones containing nucleoli. Their basophilic properties became imperceptible. Among them there were also atrophied epithelial cells as well as wandering cells which had immigrated there. In the space between the inserted nucleus and the pearl sac epithelium many necrotized cells derived either from this epithelium or from the wandering cells were found attached to the surface of the "nucleus" (Plate III Fig. 8).

In one to eight months after operation, the epithelium of the pearl sac showed basophilic nature (Text–Figs. 8C, D, E and F). As the nuclear wall was hyperchromatosed, the nucleoli were easily observable. The shape and size of the epithelium were different according to the region even in one and the same pearl sac and,

---

Text–Fig. 8. Photomicrograph of a pearl sac in pearl oyster during the course of its formation. Fixation in 10% formalin, sectioning with paraffin method and staining in haematoxylin-eosin, or toluidin blue.

8A. The pearl sac three days after operation, showing a graft tissues on the left hand. ×86.4

8B. Same 12 days after operation, showing complete regeneration of graft tissues and formation of pearl sac. Note the very thin epithelial cells to be seen as the pearl sac. ×86.4

8C. Same three methods after operation; Note the epithelial cells of the pearl sac more thickened than in B. ×86.4

8E, and F. Higher magnification of the epithelial cells of the pearl sac represented in C, showing the plate-like epithelial cells constituting the pearl sac. Even in one and the same pearl sac, the constituents cells are locally different in their staining ability and their size. ×1,360

moreover, the two types of cells, discoidal and cylindrical, were found mixed together (Text-Figs, 8D, E and F). From Plate III Figs. 5, 6 and 7, it may be perceived that the prismatic layers has been secreted from the very thin epithelium. The secretion is undergone in bulk and eosinophilic substance shows the orientation vertical to the epithelium. The interstices among the masses of eosinophilic organic substance were filled with large amount of colloidal substance deeply stained by haematoxylin. The staining reaction of this substance clearly indicated that it was, without doubt, a calcium. Eosinophilic substance was sometimes abnormally secreted from the epithelium, as this may be perceived from Plate III Fig. 5. Plate III Fig. 4 represents the prismatic and pearl layers and Plate III Figs. 5 & 7 the former layer alone. By scrutinizing those photographs the author presumes that the organic has been deposited first upon the inserted paraffin nucleus and the prismatic layer, or the pearl layer had followed (Plate III Fig. 4). The pearl layer is easily distinguishable from the prismatic layer by the differences in than structure and their staining ability. In the prismatic layer, as mentioned above, the eosinophilic organic substance is secreted vertically on the surface of inserted nucleus. In the pearl layer, however, very thin basophilic layers are piled upon concentrically to the surface of nucleus (Plate III Figs. 4, 8).

Occasionally, no pearl layer was found around the inserted nucleus. This appears to be due to the death of the graft tissue (Plate III Fig. 3). Plate III Figs. 6 and 9 show the cross section of two natural seed pearls enclosed in the mantle of pearl oyster, which are found in such a condition as stated here. The author considers that out of three pearls which have been developed separately at the beginning (Plate III Fig. 9), two has come into contact with each other to fuse into one in accordance with their growth so that the pearl sac epithelia belonging to them have been necrotized at the point of their contact. Plate III Fig. 6 shows the wandering cells and their secretion of organic substances which are succeeded by the formation of pearl layer.

An artificial seed pearl is easily obtainable by the insertion of the graft tissue, twice as large as the ordinary one, into the gonad (Plate III Fig. 10). Around the pearl sac, the connective tissue and the mesenchymatous tissue are formed. In the seed pearl, an yellow to red-colored organic substance is first deposited on the mass of dead cells, which have assembled in the center and then the prismatic layer is precipitated over that substance. The degeneration of cells appear to have resulted either from the wandering cells, which have passed through the pearl sac and undergone degeneration there, or from the dead epithelium of the pearl sac.

Discussion

As mentioned above, the mantle edge of bivalves is usually divisibles into three folds. Kawakami (1952) states that when the mantle edge is cut along its pallial zone, the regeneration of the folds owes to the activity of the free mesodermal cells and the epidermis of the outer and inner mantle surface. The epithelial cells on inner surface of pallial zone and central area are much resemblant to those on the central area, though they are both different from the cells on the marginal zone. According to Aoki (1923), the epithelial cells on both surface of the marginal zone are capable of forming a pearl sac, those on the inner surface of the pallial- and central zones is are incapable of it, as this is clearly represented in Plate I Fig. 1. The result of the present work adds to these that the epithelial cells are variable in their shape according to the regions of the mantle. All of these facts appear to indicate that the epithelium the marginal zone differs from that of the central and pallial zones also in their function.

The Formation of Periostracum: In the specimens, on which the author has made an observation, the organic substance is chiefly secreted from the outer surface of the middle fold into the periostracal groove, but sparingly from the epithelium on the marginal zone of the corresponding surface of the outer fold. It spreads over the periostracum. This is easily perceptible in the specimens exposed to the air for six to twelve hours in winter to spring. The structure of those folds are entirely uniform throughout the bivalves, which the author studied, except in the pearl oyster. Epithelial cells of the shell fold are cylindrical in shape in contact with the discoidal shape of the cells of the middle fold and carry basophilic granules intermingled within the eosinophilic ones. In the former the nuclei are small, oval to cylindrical in shape and contain a lots of chromatin, in the latter, on the contrary, they are round and include easily detectable nucleoli. Bevelander and Benzer (1948) state, "The elaboration of the organic matrix is brought about by the activity of a large amount of cuboidal cells occupying the outer surface of the middle fold of the mantle and then this substance, first deposited as a thin sheet, comes to be arranged in prisms and striae in later development and according to our own and other observations (Hass, 1935) is a protein and contains one or more reducing sugars." Trueman (1942) reports in *T. tenuis* that "There the mantle edge for secretion eosinophilic cells is described in the mantle of *Pecten* which was observed by Dakin and Manigault." Not withstanding these statements another structure is found in the pearl oyster. Namely, the epithelium of the middle fold is constructed by cylindrical cells among which unicellular glands are found; these latter have granules stained in above-mentioned manner and open to the exterior on the side facing to the shell. These granules and the wandering cells with eosinophilic

or light brownish cytoplasm are both considered to have been disjointed from the original tissue to give the origin of periostracum. OJIMA (1950 and 1952) classified the unicellular glands into two types: 1) cells with mucous and large secretory granules and 2) those with large secretory granules. His classification, however, is based on his findings that the former type is stained with Mallory's triple stain in red, while the latter in bluish green.

The concentric lamellated layers of the pearl oyster are formed one by one within seven to nine days (KOBAYASHI, 1951). In *Venerupsis*, *Meretrix*, *Corbicula*, *Hyriopsis* and *Anodonta*, however, according to the observation of the present author, the layers are not formed so rapidly as in the case of the pearl oyster and the large unicellular glands founds in the middle fold are not so numerous, though the details of the growth of periostracum are unknown in those mussels.

Morphological Difference of Epithelium between Outer and Inner Surfaces of Mantle: If a comparison is made between the shell surface and the inner surface as regards the structure of their epithelial cells, it may be found that the cells of the former are cylindrical or discoidal in shape and have the basophilic cytoplasm and the nucleus containing a large nucleus besides showing a hyperchromatosis on its wall, whereas the cell of the latter are eosinophilic and bear cilia, but no nucleolus. The epithelium which secretes the shell is quite different in this way in its morphological characters from that which is incapable of shell formation, though both sides of the mantle are populated by vacuolated cells, mucous cells and unicellular glands carrying eosinophilic granules exactly in the same manner. In the pearl oyster a large number of unicellular glands which are colored in the blue by *Azan* stain are distributed on the inner surface, whereas in *Venerupsis*, *Meretrix*, *Corbicula* and *Hyriopsis* none of such glands is found. KADO (1953) finds in *Venerupsis semidecusata* on the same surface numerous acidophilic and basophilic unicellular glands, of which the latter is detectable also on the other surface.

OJIMA and IKENAGA (1953) mention of the shell surface of *Hyriopsis* as having lots of mucous cells, which are, according to the author's own observation, distributed only on the inner surface.

The results are thus completely reversed in the two observations.

The unicellular glands found on the shell surface are, as mentioned above, hardly detectable in the pearl sac, and yet the pearl layers can be formed normally. In the case of pearl sac, only the epithelium which has originated from the mantle epithelium of shell surface is capable of forming pearl and prismatic layers. In *Hyriopsis*, the glands metachromatic against toluidin blue are present only on the inner surface, and absent from the shell surface. They are scarecely found in *Venerupsis*, *Anodonta* and *Corbicula*.

All of these facts appear to indicate that the glands on the shell surface

of mantle have primarily no relation to the shell formation, but do not go beyond secreting a substance which makes the space between the shell and the mantle lubricant.

In the central area, there is a marked morphological difference between the inner and the shell surface and the epithelial cells from the former are much larger in their size than those from the latter. The nuclei of the cells constituting the later containing small nucleoli. Such a difference, though variable in grade, has been recognized in all the species examined.

On the Difference in the Staining Ability of the Mantle Epithelium: As stated before, difference in the depth of color resulting from the staining appears to originate in the strength of the activity of shell formation. KOBAYASHI (1951), making a study on the regional difference in the velocity of the shell regeneration, reports the mantle as recovering the shell far more rapidly in the region attached to the shell edge than in the central area.

JODREY and WILBUR (1955), who have taken the measure of endogeneous respiration in the Florida oyster, obtain the following results.

	μl.O_2/mg.wt./hr.
outer fold margin	0.13 ± 0.03
pallial zone	0.15 ± 0.03
central area	$0{\cdot}12 \pm 0.02$

This shows that the endogeneous respiration measured by biochemical method is much higher in value on the margin of the outer fold than in the central area. Considering from morphologically view point the difference in the strength of activity may result in the difference of staining ability. The epithelium more basophilic may be stronger in the activity of secreting shell.

On the Morphological Difference in the Secretory between Prismatic and Pearl Layers: Although the cells which secrete the original substance of prismatic layer are hardly distinguishable in their morphological characters, from those which form the pearl layer, those belonging to the former category are, at least in the species used in this work, cylindrical in shape and deeply stained by haematoxylin-eosin. Having a lot of chromatins, nucleus is of pseudomorph, or of rod-like shape. Nucleolus is hardly recognizable, being veiled by the abundance of chromatins. The free ends of the cells are torn to pieces, exhibiting a coagulation of cytoplasm. In the pearl sac, the prismatic layer is at times secreted from the discoidal epithelium. The mantle epithelium which has finished the pearl formation is not so thick as that which is not secreting the prismatic layer and the constituent cells possess a basophilic cytoplasm and a nucleus enclosing a distinct nucleolus.

BOUTAN (1929) states that "Under normal conditions the periostracum may be formed by the whole mantle epithelium, for example, in the regeneration

which occurs after total removal of the shell." "The epithelium show," Trueman (1941) says, "no special modification either for secretion of the periostracum, under the tip of the mantle, or the secretion of calcium carbonate, except for enlarged epithelical cells and a general tendency for the cells of the outer (secretory) surface of the mantle to be slightly larger than those of the inside in the *T. tenuis*." From these statements and from the evidence brought forward by the present author it may be well to conclude that the epithelial cells have an ability to construct all of the three layers and the alteration of the secretory function may be respondent to the stimuli exerted upon them.

In the central area, the wandering cells are chiefly accumulated in the subepithelial region of the inner mantle surface. Unevenness in their distribution appears to indicate the possibility of their transporting the phagocytosed substance from the inner surface to the outer.

Summary

Comparative studies on the histological structure of mantle in the case of shell formation were made with *Pteria* (*Pinctada*) *martensii*, *Meretrix*, *Venerupsis* (marine), *Corbicula* (brackish), *Hyriopsis* and *Anodonta* (fresh water) as material. The results are as follows.

1) Except for some variations, the mantle is essentially of the same structure in all of the species, namely in the presence of three layers (periostracum, prismatic and pearl layer) as well as in the mechanism of their formation. Some species, however, showing the development of a certain layer greater than in others, possesses the mantle of a somewhat varied structure.

2) The pearl oyster (*Pteria* (*Pinctada*) *martensii* Dunker) having well-developed periostracum varies in the structure of mantle from *Meretrix*, *Venerupsis*, *Corbicula*, *Anodonta* and *Hyriopsis* in having far numerous unicellular glands.

3) The mantle epithelium is different in structure between its inner and outer surface. In the region near the marginal zone it is made up of slendr cylindrical cells, cytoplasm of which is basophile at the base, eosinophile at the top. Cells on the pallial zone are slightly shorter and broader, cylindrical to discoidal in shape and posses cytoplasm deeply stained by basic dyes, at the center of which including a nucleus a distinct nucleous is located. Those of central area are stained less deeply, rich in vacuoles and contain near the free end a slightly pyknosed nucleus hardly showing nucleoli. In so far as the similar regional difference in the morphology of epithelium is observable in all the bivalves dealt with, this appears to have a certain relation with the ability of secreting shell substance.

4) Both pearl and seed-pearl are formed by the identical methods, namely

by the insertion of the epithelium of the outer mantle surface into the flesh of body or into the mantle. The unicellular glands found among the epithelial cells and in the subepithelial tissue beneath the shell surface of the mantle are not developed in the case of pearl sac. The gland, therefore, does not appear to bear direct connection with the shell formation.

5) An observation has been made on the degenerated cells found around the pearl "nucleus" and at the center of seed pearl, with the results that the consecutive layer of pearl are laid down one by one upon these cells.

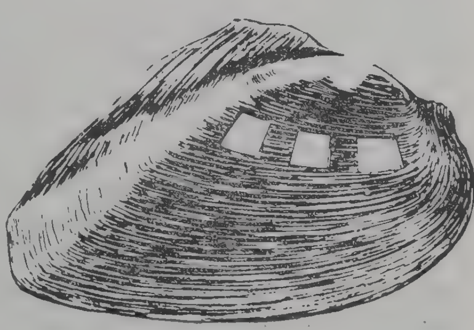
IV. Cytological Changes of Mantle Cells During the Shell Regeneration

A discussion has been made for some length about the functional states of the epithelial cells of the mantle in the regions secreting periostracum, prismatic and pearl layer respectively. Ordinarily, the three layers are secreted from the different regions of the mantle. In case where the damaged shell is repaired, however, every region of epithelium exhibits an ability to secrete all these three layers in the original sequence, regardless of the site of region in which the shell has been destroyed (Boutan, 1923 and Kawakami, 1952). It has already been alluded in the foregoing chapter of the fact that the epithelial cells on the shell surface exhibit a gradation in the activity of secreting shell substance according to the region. It is the well-known fact that from one cell to the other and even in one and the same cell the mitochondria and Golgi apparatus are considerably variable in their configuration in accordance with the change of functional activity. The present chapter is devoted to the morphological change of epithelium at the time of the regeneration, which results from the cutting off of a piece of shell from the central area.

Material and Methods

Experiments were made on a fresh-water shellfish belonging to the genus *Anodonta*. Three parts were carefully cut out in such a way as to make windows on the right shell in its central region.

The operated shells were kept in the pond in our university under the water temperature of 18°C to 20°C. Five, ten and 15 days after the operation, the



Text-Fig 9. Showing the operated shell.

tissue of the mantle was cut out with ophthalmologic scissors in the region adhering to the window and fixed by Regard's formal bichromate. The fixed tissues were sectioned and stained with iron haematoxylin to colorize the mitochondria. For counter staining of the series haematoxylin-eosin was employed.

In some specimens of *Pteria* the inner surface of shell was abnormally covered by periostracum, or by organic substances associated with prismatic layer. Mantles from such specimens that were believed to have secreted the periostracum were fixed in buffered formalin solution.

Observation

Epithelial cells on the shell surface of the marginal zone and those in the basal region of the same surface of the pallial zone showed a slender cylindrical shape (Plate X Fig. 24). They included filamentous basophile substance forming groups in their cytoplasm and cylindrical nucleus at the center. In each of the basophile substance was chiefly distributed between the nucleus and the base then became granular at their free ends. In the marginal zone, the intercellular interstices were scatteringly occupied by strongly basophile, pseudomorphic substance. It was hardly perceptible among the epithelial cells of pallial and central zones. In the neighbourhood of central area the cells of the pallial zone were discoidal in shape and had somewhat smaller amount of filamentous basophile substance. Those on the marginal zone contained at their apical part filamentous mitochondria intermingled with large granules which were somewhat weeker than the mitochondria in the affinity against haematoxylin and seemingly belonging to a secreting substance.

The shell surface of the central area was covered with large cylindrical cells (Plate X Figs. 25A and B), each of which possessed near the free edge a round nucleus more darkly stained than the mitochondria.

Five days after operation, in spite of that the window was not yet covered by periostracum and prismatic layers in the majority of cases, the epithelium of the operated region had undergone a considerable cytological change (Plate X Figs. 26A and B). The mitochondria were accumulated towards the free surface of cells and some of them showed granular shape. The granules to secreted were also increased in their amount.

15 to 20 days after the operation, all of the windows were covered by periostracum and prismatic layer, but not by pearl layer, and the epithelial cells had changed into a slender cylindrical shape (Plate X Figs. 27A & B) and exhibited a close resemblance to those on the shell surface of the marginal zone in their appearance. Rod-like nucleus with nucleolus was located in the middle of the cells. For the slenderness of the cell body, abundance of mitochondria got entangled both near the base of cells as well as near their free edge. The

cytoplasm contained many secretory granules together with a vast number of granular mitochondria in the neighbouring region of free edge.

On the other hand, the epithelial cells on the surface of the central area, which showed abnormal secretion of periostracum, or organic substance, or prismatic layer were slender cylinder in shape. They had each in the middle a rod-like nucleus with a distinct nucleolus. Near the free end they had an accumulation of a large amount of small eosinophile substance. Wandering cells were usually assembled in a great number within the subepithelial tissue of the area now in question, but they were much fewer in the same tissue of the area from which the pearl layer was normally secreted. Although the abnormal secretion just mentioned represented an accidental occurrence, the epithelial cells were very similar to those on the outer surface of shell fold in their constitution.

Discussion

That the entire surface of the mantle is locally different in the rate of intensity in taking stain suggests that it may be different in the faculty for secretion according to the regions of the mantle. The experiment shows that the secretory activity of the epithelium is artificially changeable and bears a colse relation to the morphological change of the constituents cells as well as to the distribution of mitochondria within them. If the secretion is not very active, the mitochondria are filamentous in form. When it become highly active, as in the case of the epithelium on the marginal zone, they turn granular and are dislocated to the apical part of the cells and the filamentous mitochondria are confined to the surroundings the nucleus.

With the beginning of regeneration, the epithelial cells take haematoxylin more strongly than before in their apical part and commence to show large secretory granules. At the same time as this change occurs, the mitochondria become granular. With the formation of periostracum and prismatic layer, the outer covering of the central area is converted into a cylinder epithelium identical in appearance with that of the mantle edge which is secreting periostracum and pearl layer. The component cells are slender cylindrical in shape and filled with filaments, each of which twisted like a rope and deeply stained with iron-haematoxylin. The author is not fully assured of the ground on which the epithelial cells of the central zone are thicker, while those of the region undergoing vigorous secretion are slender. It is true that in a certain definite area the slender cells are far more numerous than the larger ones. In summer and autumn, when the pearl grows more rapidly than in other seasons, it is enclosed by the sac of a discoidal epithelium and not by the one composed of slender cells which are observable in the present experiment. Abnormal or organic layers are secreted from the epithelium composed of large cylindrical cells and

not of discoidal ones. From the fact that the large epithelial cells and not of discoidal ones. From the fact that the large epithelial cells are transformed into cylindrical ones when they enter the secretion of periostracum and prismatic layer, it may safely be assumed that the marginal zone secretes the periostracum and prismatic layer in so far as it consists in all cases of cylindrical epithelial cells, and that the discoidal epithelial cells in the pallial zones forms the pearl layer. (Discoidal epithelium, however, as alluded in the preceding chapter, is occasionally capable of forming the prismatic layer.)

Summary

1) Morphological change of epithelial cells on the shell surface of the mantle in the case of cutting off a piece from the central area of shell has been studied in *Anodonta* sp.

2) With the alteration in secretory activity thin filamentous mitochondria in the epithelial cells of the shell surface of the central area grow into thicker form and the secretory granules make their appearance in a large quantity and intermingled with the mitochondria. Hand in hand with this internal change, the cells grow slender or and become to be colsely resemblant in their appearance to those of the epithelium covering the outer surface of the marginal zone.

3) The epithelial cells in the central area change their shape in accord with the progress of regeneration, which may accidently induce an abnormal secretion.

V. Histochemical Observations of Calcium and Carbonic Anhydrase

It is a well known fact that calcium is one of the essential constituents shell and pearl, occupying to 90 to 97% of all the chemicals constituting them. Many of the researches heretofore published have made it clear that the calcium carbonate of shell and pearl is supplied from the surroundings. But it is not yet confirmed whether the calcium may be absorbed by the animal directly from the surrounding water, or it may be furnished by the elaboration of the food obtained. Up to the present, a number of papers have been published concerning the distribution of calcium in the molluscan mantles (Villepoix, 1892; Hayashi, 1939, 1954; Numanoi, 1939; Trueman, 1942; Ojima, 1952; Bevelander, 1951 and 1952; Tsujii et al., 1954) and the studies have been extended recent years to such an extent is to unfold the turnover of mechanism of in the mantle calcium by the use of Ca-45 (Wilbur and Jodrey, 1952; Jodrey, 1953; Wilbur and Jodrey, 1955; Asano et al., 1956; Horiguchi, 1957).

The distribution of calcium appears to be variable according to the species.

HAYASHI (1938, 1954) reported in *Anodonta*, *Cristaria*, *Lymnium*, *Lancealaria* and *Unio* that a great number of calcium granules are found in the epithelial cells of the inner surface, while much less in those of the outer surface. By the ammonium oxalate method TRUEMAN (1942) has discovered the crystals of calcium oxalate immediately beneath the outer epithelium of *Tellian tenuis*. Through radioautography with Ca-45, BEVELANDER (1952) has found that the labelled calcium is concentrated in the peripheral layer of *Anodonta* mantle and it is incorporated into the calcium carbonate crystals of the newly formed shell. Results of various studies made by the aid of Ca-45 show thus the presence of specific differences in the turnover rate of calcium.

By the reexamination of the calcium distribution in the mantle of some fresh-water and marine bivalves the present study has made out the presence of a certain remarkable specificity in the calcium distribution corresponding to the difference in the habitat. Besides, the present chapter deals with the distribution of other inorganic constituents within the mantle.

It has already been pointed out that a certain carbonic anhydrase may play a role in depositing the calcium carbonate into the shell. Number of studies (MELDRUM and ROUGHTON, 1933; FLORKIN and MARCHIN, 1941; BENESCH, BARRON and MAWSON, 1944; FREEMAN and WILBUR, 1948; VAN GOOR, 1948; WILBUR and ANDERSON, 1950 and WILBUR and JODREY, 1955) have demonstrated that this kind of anhydrase makes its appearance in the mantle tissues in a large quantity and that during the early stage of shell formation its activity of the entire larva may reach beyond 40 times that found in the larva prior to the deposition of shell (WILBUR and ANDERSON, 1950). There remains, however, a problem how to explain the mechanism of the deposition of calcium effected by the carbonic anhydrase and have to discover the factors participating in this process.

The distribution of carbonic anhydrase in the pearl sac and in the mantle of the pearl oyster has already been studied by the present author, who has discovered that the activity of this enzyme is strikingly stronger in the mantle epithelia, but much feebler in the connective tissue and in the unicellular mucous glands.

Material and Methods

The adult and larval specimens of *Pteria* (*Pinctada*) *martensii* DUNKER were taken from the pearl oyster bed of the National Pearl Research Laboratory. *Meretrix meretrix lusoria* (GEMELIN) and *Venerupsis* sp. were collected from the beach near Tsu and kept one or two days in the laboratory in the container filled with original sea water. *Corbicula japonica* PRIME was gathered in the estuary of the Tōse River in Tsu. *Anodonta* sp. was obtained near Yokkaichi, Mie Prefecture and *Hyriopsis schlegelii* (MARTENS) from Lake Biwa, Shiga Pref..

Both of these were kept alive in the experimental pond of our University.

Mantle remove from the mussel was fixed in 90% alcohol and embedded in paraffin; sections cut 5–7μ thick were struck on slides without egg albumen. The slides were placed in an electric furnace at a temperature of 500–600°C for one to one and a half hours. When cooled to a room temperature, they were placed in the interior of a glass dessicator. Since the temperature inside the furnace was not uniform throughout, the slides suitable for study were selected out of those placed in various sites of the furnace. Observation was made with Leitz dark microscope.

By smearing the egg albumen over the microincinerated tissues, resultant ashed were made adhesive to the slides, so as to retain the original figure of the tissue (SENO, 1957). For the detection of calcium, magnesium, iron, silicon, copper and zinc, the slides and sections were treated by several different histochemical methods given in the foregoing pages (GLICK, 1949; ISHIKAWA, 1955). There was no necessity of taking the histochemical reactions of the egg albumen.

The staining technique for the visualization of the carbonic anhydrase invented by KURATA (1953) is based on his finding that within the tissue fixed in chilled absolute aceton for one hour and placed in a medium containing sodium bicarbonate and manganese chloride the following reaction may occur;

$$Mn(HCO_3)_2 \rightleftharpoons MnCO_3 + H_2CO_2 \rightleftharpoons MnCO_3 + H_2O + CO_2$$

Manganese carbonate may be precipitated and may be visible as black granules by the reaction against potassium periodate. With this method the sites of activity of carbonic anhydrase is expected to be represented by the apparition of brown granules, which are, however, indistinguishable from the granules of brown granules, which are, however, indistinguishable from the granules of a similar color preexisting in the epithelial cells of the mantle. With the intension of improving such a defect in his method, the author has made the following device.

1. Fixing a small piece of mantle of pearl sac tissue (about 2 mm^2) in chilled absolute aceton for about one hour.

2. Washing it with 2 or 3 changes of distilled water for 30 minutes.

3. Incubation in the following substrate at 37°C for about 30 minutes.

8% calcium carbonate	100 cc
Manganese chloride	1 g.

The substrate medium ought to be filtered before use.

4. After incubation, the tissue was washed with 3 to 5 changes of distilled water.

5. The tissue imbedded in paraffin is cut into section 15–50μ thick, and stuck on the glass slide without egg albumen.

6. After the removal of paraffin, the tissue is soaked on 0.1% of potassium periodic acid water solution and incubated at 37°C for about 24 to 48 hours and then washed with D.W..

7. Nuclear stain is made with 0.01% methyl green solution.

8. After dehydration performed by means of graded alcohol and xylol, sections are mounted with balsam.

Because of the poor solubility of calcium carbonate in the distilled water, 2 grams of the crystal was put in the D.W., to which the week acetic acid was added in order to maintain the solution on the week acid side. By this procedure the calcium carbonate was made soluble without bubbling. After that, the solution was neutralized by the addition of week NaOH and finally one gram of manganese chloride was dissolved in it. The mixture was filtered before use.

Results

Ashes in the microincinerated tissue sections were visible under darkfield microscope as brilliantly white granules. By the histochemical test, calcium, manganese, magnesium, iron and zinc were detectable, but copper and silicon were indetectable. The distribution of these elements in various regions of mantle is shown in Table 1.

Most of the brilliantly white granules were proved to be calcium, as indicate by histochemical test. *Pteria*, *Venerupsis* and *Meretrix*, were similar to one another in the distribution of calcium granules in the mante. On the marginal zone of mantle (Plate II Fig. 2, Plate IV Fig. 11B and Plate VI Fig. 13B), some calcium granules were found within the secretory substances which were destined to become the periostracum. Calcium was more abundantly found in all the epithelial cells of the marginal zone than in the subepithelial connective tissue. The unicellular gland showing metachromasia by toluidin blue staining were found inserted among the epithelial cells. The subepithelial tissue of the inner fold contained numerous fine granules of calcium.

On the pallial zone, the granules were far more numerous within the epithelial cells of the outer mantle surface than within those of the inner surface. The connective tissue was distributed by finer granules and the wandering cells scattering throughout the pallial zone harbourd larger granules.

In the central area of the mantle, the calcium granules within the epithelial cells of the inner surface were larger in size as well as in number than those within the cells of the outer surface. The epithelium of the outer surface was composed of large-sized, cylindrical cells, which contained calcium granules near the free upper end, but none at the lower end.

In *Corbicula*, calcium granules were abundantly found in the outer fold, but much less in the middle and the inner folds (Plate VIII Figs. 19A and 20). The

Table 1. Distribution of inorganic elements in molluscan mantles.

	Elements / methods / Materials	Calcium			Magnesium	Manganese	Iron		Silicon		Copper	Zinc	
		KOSSA method	Purpurin method	Ca–Co method	BRODA method	SHIRAKI-ITO method	Ferrocyanide method	$(NH_4)_2S$ method	HF method	HCl_3O method	Tolidin Rhodanid method	Dithizone method	Diphenyl thiocarbazid method
Anodonta and *Hyriopsis*	Small granules in epithelium on outer surface of mantle.												
	Marginal zone	++	—	++	—	+++	++	±	—	—	—	+++	+++
	Pallial zone	++++	—	++++	—	++	++	±	—	—	—	++	+++
	Central area	++	—	++	—	+	+	±	—	—	—	+	+
	Small granule in epithelium on inner surface of mantle.												
	Marginal zone	++	—	++	+	++	++	+	—	—	—	++	++
	Pallial zone	++	—	++	—	++	+	+	—	—	—	++	++
	Central area	++	—	++	—	++	±	+	—	—	—	—	—
	Small granules in mantle tissue	++++	—	++++	—	+	±	+	—	—	—	+	+
	Large granules in the sub-epithelial area of inner surface	++++	—	++++	—	±	—	—	—	—	—	+++	+++
Venerupsis and *Pteria*	Small granules in epithelium on outer surface of mantle.												
	Marginal zone	+++	—	+++	—	++	++	—	—	—	—	+++	+++
	Pallial zone	++++	—	+++	—	++	++	—	—	—	—	++	++
	Central area	++	—	++	—	+	±	—	—	—	—	+	+
	Small granules in epithelium on outer surface of mantle.												
	Marginal zone	+++	—	+++	—	++	++	—	—	—	—	++	+++
	Pallial zone	+++	—	+++	—	—	±	—	—	—	—	+	++
	Central area	++++	—	++++	—	—	±	—	—	—	—	+	+
	Small granules in mantle tissue	++++	—	++++	—	—	±	—	—	—	—	++	++

secretion destined to become the periostracum and found in the lumen between the middle and the outer folds included calcium granules.

On the pallial zone, the epithelium of the inner mantle surface were not rich in calcium granules. As shown in Plate VIII Figs. 19 and 21, the epithelial cells on the outer surface of the region near the marginal zone possess a large number of granules, but the cells in the region closer to the central area are restricted to contain these only in their basal part.

In the central area of the mantle (Plate VIII Fig. 22), the tissue interposed between the inner and outer surface was almost uniform in the distribution of calcium granules. Epithelial cells of the outer surface contained the granules both near the free edge and in the basal portion.

In *Anodonta* and *Hyriopsis* (Plate IX Fig. 23B, Text–Figs. 10A, B, C and E), a large amount of calcium was found in the epithelial cells of the marginal zone and there was no appreciable difference in the distribution of the granules among the three folds.

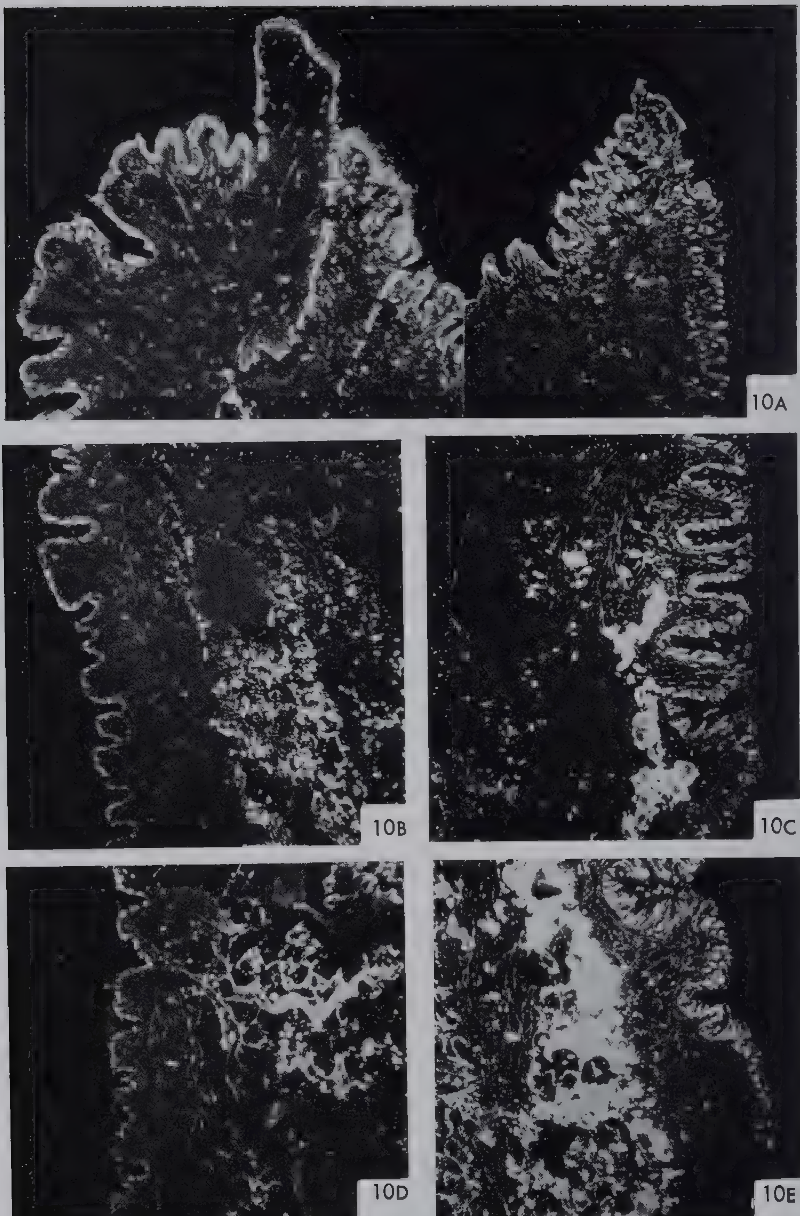
On the pallial zone of the mantle, difference in the calcium distribution in the epithelial cells was also imperceptible between on outer surface and the inner surface. In the subepithelial connective tissue beneath the latter surface, numberless large and small calcium granules were conglomerated together, the conglomeration growing gradually smaller in size from the interior towards the exterior. Fine granules were also distributed within this tissue and especially abundantly around the walls of blood vessels.

Wandering cells which were in contact with the conglomeration of calcium granules contained large granules within them, which those locating in the subepithelial tissue just beneath the outer surface included much smaller granules. Between the largest granule and the smallest one there was a complete series of gradation in their size. They showed a strong calcium reaction against Ca-Co method (Text–Figs. 12A and B).

As shown in Table 1, zinc, iron and manganese manifest a higher concentration in the epithelium on both surfaces of marginal and pallial zones than in that of central zone.

Pearl Sac

The epithelial cells of the pearl sac had calcium granules which were brilliantly white and much smaller than the granules found in the surrounding tissue (so-called Reticulo-endothelial cells), in the wandering cells and in the spermatozoa or the ova. The granules found in the cells, from which the prismatic, or the organic layer of shell or of pearl was formed, were much larger in size than those in the epithelium which was forming pearl layer. Their distribution were not uniform even in the same pearl sac, areas crowded with


10A
10B
10C
10D
10E

them and those scanty in them being intermingled one with another. The wandering cells concentrating around the pearl sac also possessed a lot of granules. In the case of an organic layer pearl, those cells penetrating through the pearl sac, reached the surface of nucleus, on which it was deposited.

The Activity of Carbonic Anhydrase

Corbonic anhydrase shows a conspicuous activity in the epithelium of the mantle which is in contact with the shell (the outer surface of mantle), but it is much less active within the connective tissue and in the interior of mucous cells (Text–Figs. 13B, and C). The epithelium of the mantle edge and of the inner surface of the mantle and the granular cells of the mantle edge which contain brown granules are also less active. On the other hand, the activity is much stronger in the pearl sac epithelium and in the wandering cells lying in the connective tissue. The unicellular glands which are sometimes found in the epithelium of the pearl sac scarcely show the presence of carbonic anhydrase. But the basement membrane of the testis and the spermatids have the enzyme of this sort.

Discussion

The chemical elements recognizable in the sections under darkfield microscope are considered to represent sodium, potassium, calcium, manganese, magnesium, silicon, iron, lead and uranium (Glick, 1949). The identification of the salts of those elements is usually rather difficult to be made merely on the basis of the differences in the brightness and glittering of granules. Satisfactory results, however, have been obtained by applying histochemical reaction method to the resultant ashed of microincineration which react against this method more effectively than the ordinary tissue section does. If the granules to be found on the incinerated sections under darkfield are compared with the black granules resulting from Ca-Co method, it may be seen that the two kinds of granules are almost identical with respect to their distribution. Granules which observable by the Ca-Co method, is always smaller in amount than those resulting from microincineration. This may partly be ascribable to the prevention of histochemical reagents from acting upon calcium, a part of which is combined

Text–Fig. 10. Calcium granules in the microincinerated mantle of *Hyriopsis* same as that shown in Plate IX Fig. 23B. ×86.4

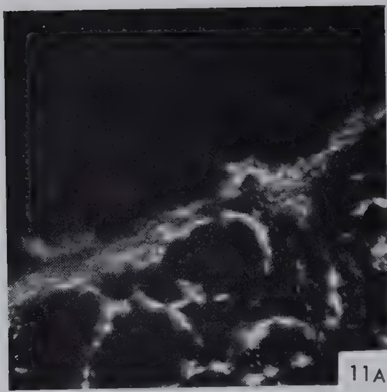
A Marginal zone.

B Pallial zone of mantle; shell surface.

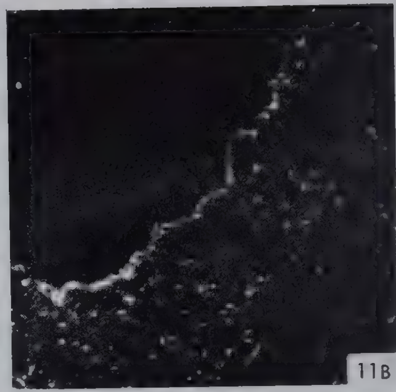
C Same; inner surface.

D Central area of mantle; shell surface.

E Central area of mantle; inner surface. Showing large calcium granules in the subepithelial area.



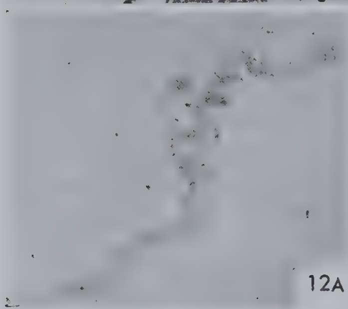
11A



11B



12B

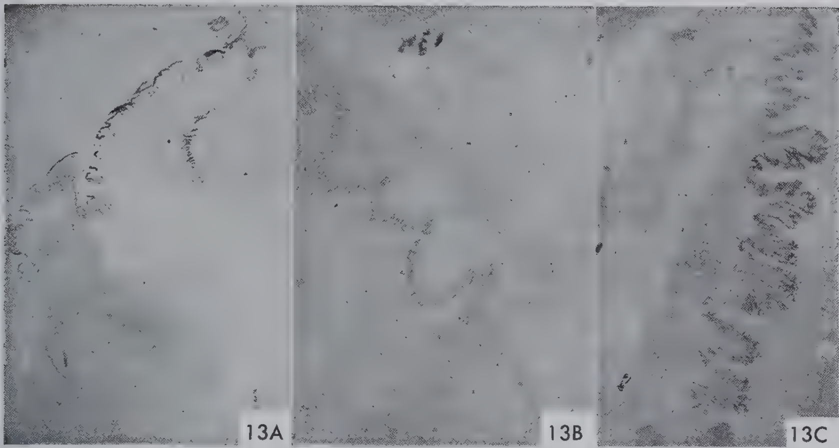


12A

Text–Figs. 11A & B. Occurrence of calcium in the microincinerated pearl sac of pearl oyster: fixation in 90% alcohol. Pearl sac has epithelium contains brilliant granules smaller in size than those found in the surrounding tissue cells. 11A, ×345.5 11B, ×86.4

Text–Figs. 12A & B. Distribution of black-colored calcium granules in the mantle shown in Plate IX Fig. 23B after the application of Ca-Co reaction. The black-colored granules on the left side of 23A represent calcium granules, which are much finer in the epithelial cells of the shell surface (Text–Fig. 12B). ×36.4

with, or covered by protein or some other organic substances. From his studies on *Helix pomatia*, Sioli (1935) concludes that the crystals of stored calcium compounds which are apparently protected by a sort of organic membrane surrounding them may liberate the calcium in an ionic form, or in an ionic combination. The above-mentioned fact that the calcium granules are more abundantly perceptible by microincineration method than by histochemical method is in agreement with Sioli's results.



Text–Fig. 13A. Differential strength of the activity of carbonic anhydrase in the mantle of pearl oyster, fixed in chilled aceton. Area possessing enzymatic activity shows black colored granules with the histochemical reaction of Mn method. It may be seen that the activity is much stronger in the epithelium which is in contact with the shell (shell surface), but less so in the connective tissue and unicellular glands. ×30.

13B. Higher magnification of the shell surface of the mantle same as that shown in Text–Fig. 13A. ×86.4

13C. The photograph showing the activity of the carbonic anhydrase demonstrated by the histochemical reaction of Nickel method. ×86.4

The size of calcium granules and their distribution in the mantle are somewhat variable according to the species. The distribution in fresh-water bivalves (*Anodonta* and *Hyriopsis*) is much different from that found in marine (*Pteria*, *Meretrix* and *Venerupsis*) and brackish water species (*Corbicula*). The mantle of fresh-water forms contains large-sized granules in the subepithelial zone of the inner surface. Discovering large-sized calcium granules in the mantle of fresh-water molluscs by means of DELAFIELD's haematoxylin staining, KOSSA's method as well as of the calcium oxalate method, HAYASHI (1938 and 1954) states that in smaller fresh-water bivalves, such as *Lymnium japonense* (LEA), *Lymnium douglasiae nipponense* (v. MARTENS), *Lancealaria oxyrhyncha* (v. MARTENS), *Anodonta iwakawai* SUZUKI and *Unio margaritifera*, the calcareous zone which takes stain is found near the inner mantle surface, though it is not so distinct as in larger species (*Anodonta* and *Cristeria*). HAYES and PELLUET (1947) mention of the blood of fresh-water forms as containing a higher proportion of calcium than in marine forms, but as being lower in the proportion of magnesium and chloride. The present author has successfully found large calcium granules by microincineration as well as by histochemical methods. They are accumulated in the region of the pallial zone in the subepithelial tissue of the inner surface as already mentioned and they gradually diminish in size as they pass towards the outer surface. The large calcium granules found in the wandering cells and in the cells of the

blood vessel wall, around which other similar granules are crowded together become also smaller in size as they draw nearer the shell surface of the mantle. This appears to indicate that they are probably transferred by these wandering cells one by one towards the subepithelial tissue of the outer surface. None of those large-sized granules, however, can be found in the mantles of marine mollusca, *Pteria*, *Meretrix* and *Venerupsis*, in all of which fine calcium granules alone are distributed all over the surface. Moreover, no appreciable difference in the distribution of calcium is found between the subepithelial tissues of inner and outer surfaces. Trueman (1942), who made an observation on the calcium detectable by ammonium oxalate method, says: "The calcium which formed the calcium oxalate could be seen to extend from the tip of the mantle to the tissue near the visceral mass. The crystals were almost all situated immediately below the outer epithelium in *T. tenuis* and the calcium carbonate is secreted through the epithelial cells of the outer surface of the mantle from the subepithelial tissues. There to be no special cells present near the normal edge, for secretion."

Robertson (1941) has been unable to decide whether or not certain stores of calcium present in the soft tissues of some fresh-water bivalves may have any important relation to the shell formation. In various regions of the soft parts (mantle, gill, visceral sac) of *Cristaria*, Numanoi (1939) discloses the concentration of calcium more than 10 times higher than in marine bivalves and presumes the gills of *Cristaria plicata* to serve as a calcium reservoir.

According to the biochemical experiments, applying Ca-45 to the mantle, the turnover the (biological half life) of the calcium is 40 hours (4 hours for mantle-shell preparation) in the fresh-water bivalve, *Hyriopsis schlegelii* (Horiguchi, 1957), 32 hours in *Anodonta lauta* Martens (Asano et al., 1956), but only 16.5 minute for the mantle-shell preparation of *Ostrea* (calculated from Jodrey, 1952). Although these values may be influenced by the temperature at the time of experiment, it may be well to deduce that it takes much longer time for the calcium turnover in the mantle of fresh-water bivalves. Wagge and Mittler (1953) report that in the regeneration of shell in *Anodonta* and in the land snail, *Helix* material necessary for repairing the damaged area is transported by the amoebocytes and that in terrestrial gastropods the calcium products, being enclosed by protein spheres are stored within the digestive gland.

In the marginal zone of the mantle, the distribution of calcium granules is very similar between fresh-water and marine molluca. In mucous gland (unicellular gland) calcium granules are abundant. This is the case with *Pinctada* studied by Ojima (1952), but is not the case with *Anodonta* and *Cristaria* of Hayashi. The latter author states that "No trace of calcium oxalate was detected in the subepithelial gland by the crystalization method."

As a result of histochemical test on applied the mantle, Tsujii (1953) records

that the activity of carbonic anhydrase is higher in the epithelium on the outer surface of the marginal and pallial zone than in that of the central area. The study on distribution of zinc and the histochemical demonstration of carbonic anhydrase activity have yielded a similar result. As this anhydrase is known to be belong to a Zn-protein compound, the Zn detectable by histochemical treatment may, in the author's opinion, come from this enzyme.

From the above-mentioned, it may safely be concluded that the carbonic anhydrase may be active in the epithelia of the mantle and the pearl sac. But, it is open to doubt whether the elaboration of calcium carbonate of shell is effected by the activity of this enzyme or by some other sorts of function of epithelium. The labeled calcium is concentrated on the periphery of the mantle, namely on the surface of and beneath the epithelium, and this fact is in accord with the result from microincineration that it is localized on the outer surface of mantle and pearl sac. If one considers these facts deeply, one may feel a great interest in the relation which may present the sites of the activity of carbonic anhydrase and the process of shell formation.

Summary

1) The distribution of inorganic elements (calcium, manganese, magnesium, iron, copper, silicon and zinc) in the mantle of bivalves, *Pteria*, *Meretrix*, *Venerupsis* (marine), *Corbicula* (brackish water) and *Anodonta*, *Hyriopsis* (fresh-water) has been studied.

2) Ashes visible in the microincinerated preparations as brilliant, white granules under darkfield consist not only of calcium but also of zinc, iron, magnesium and manganese. Their distribution in the mantle is shown in Table 1.

3) Sites of calcium granules have been determined by microincineration as well as by histochemical methods. There is a remarkable difference in their distribution between marine and fresh-water bivalves. They are accumulated in the former for the greater part in the subepithelial tissue of the inner surface of mantle and are rather scarce on the outer surface, whereas in the latter the granules of smaller size are uniformly distributed throughout the entire tissue.

4) The calcium granules are abundant in the interior of wandering cells, in the connective tissues and in the subepithelial region. It may be well to assume that a certain part of the mantle calcium may be transferred one place to the other by those wandering cells.

5) It is interesting that zinc is detectable from the epithelium with a relatively high concentration of carbonic anhydrase.

6) The distribution of calcium in the pearl sac is not uniform. This may arise from the presence of local differences in the pearl sac epithelium with

respect to its activity of secreting calcium.

7) Magnitude of the activity of carbonic anhydrase has been determined by histochemical methods. It is larger in the epithelium of the pearl sac and of the mantle, but smaller in the connective tissue and in the unicellular mucous glands of the mantle.

8) In the testis, the carbonic anhydrase is again less active.

VI. Histochemical Observation of Polysaccharides in Mantle and Pearl Sac

Up to the present, the shell formation has been regarded as the deposition of so-called conchiolin associated with calcium. Concerning the secretion of conchiolin, many of the students have endeavoured to settle the matter, whether it is secreted from the entire mantle surface, or from some special glands. Tanaka (1939), based on his observation on the unicellular glands found on mantle and pearl sac, reports that they yield the conchiolin. His view, however, is not supported by anyone at present. It is generally believed, on the contrary, that the organic substance (conchiolin) and calcium carbonate are secreted from one and the same kinds of epithelial cells found on the outer surface.

Since 1845 till quite recently, the chemical constituents of the so-called conchiolin have not been the object of study. As regards *Anodonta*, *Codakia* and *Venus*, Bevelander and Benzer (1948) announced that the periostracum was formed by a protein which contained reduced sugar and was secreted from the middle region of the mantle. With the aid of periodic-acid-Schiff reaction (PAS), Tsujii (1955) discovered the polysaccharides from the pearl and prismatic layers of the decalcified pearl and the similarly treated shell of pearl oyster and reported that the epithelium of mantle and pearl sac are capable of secreting those polysaccharides. Kado (1955) followed him in giving light on the distribution of polysaccharides in *Venerupsis semidecussata*. As to the calcium combined with various polysaccharides, Tanaka and Hatano, who kept the pearl oyster in the sea water activated with Ca-45 in cultivation, found that the Ca-45 detected from the acid mucopolysaccharides fraction containing sulfuric acid was the strongest in its activity. These results appear to point to the probability that the organic substance (conchiolin) containing polysaccharides may have some connection with calcium deposition. The present chapter deals with the histochemical distribution of polysaccharides in the mantle of bivalves and in the pearl sac.

Material and Methods

The same species as used in the experiments in the preceding chapter, *Pteria* (*Pinctada*) *martensii* Dunker, *Venerupsis*, *Corbicula* and *Hyriopsis* were

again used as materials.

For fixation, CARNOY's solution, picric acid saturated in absolute alcohol, 10% formalin solution and chilled aceton were employed. Tissues were treated with usual sectioning procedure.

Mucopolysaccharides were detected for the most part by means of periodic-acid-SCHIFF reaction (PAS), chromic acid-SCHIFF reaction and toluidin blue stain, and their digestion were made by hyaluronidase. For the digestion by hyaluronidase, sections soaked in 0.01% aqueous solution of Sprase (Daiichi Pharm Co.) were incubated at 37°C for one to six hours. As a control, sections moistened with distilled water were incubated at 37°C for one hour. Both the lots of sections were stained in toluidin blue or other dyes.

Observation

Pteria (Pinctada) martensii DUNKER

Unicellular glands showed the metachromatic reaction or greenish blue in color by toluidin blue staining and they were recognizable in the middle fold on both inner and outer surface (Plete XI Figs. 28 & 31). The metachromatic glands were inserted among epithelial cells or buried in the subepithelial region. The inclusions of the glands were secreted in the space encompossed by the folds. The empty glands which were occasionally found were sufficient to be suggestive of their accomplishing a secretion. The contents of the glands, which showed no metachromasia, were stained in dark blue by pH 7.6 toluidin blue. When toluidin blue of pH 9.5 was made act upon them, they become semi-fluidal, exuding out of the gland cells (Plate XI Fig. 29).

With the toluidin blue of pH 2.5, all of the mantle preparations were stained in much darker color than with the same stain of pH 7, though the granules in the gland cells were not so diffusible as in the case of pH 9. The glands were chiefly crowded together on the outer surface of the middle fold except for their presence in a fewer number on the other surface.

On the pallial zone, the mucous cells and the wandering cells which were scattering in the connective tissue showed metachromasia. The epithelial cells on the inner surface has the cytoplasm neither metachromatic nor deeply stainable. Those of the outer surface, on the contrary, were deeply stained in blue, though showed no metachromasia. The granules stained blue by AZAN staining had metachromatic property as mentioned in chapter 111.

The epithelia from the two surface were thus different in their staining properties.

In the central area, the epithelial cells on the shell surface had the cytoplasm which were more thickly condensed in the superficial part than in the other part and were stained in blue, without showing methachromasia. Those

on the inner surface of this area exhibited the same cytological characters as in the pallial zone, but the subepithelial tissue of the region included the abundance of wandering cells with metachromatic cytoplasm.

The epithelium of the normal pearl sac was stained in dark blue by toluidin blue and was not metachromatic (Plate XI Fig. 31). The epithelium of the pearl sac and its subepithelial region occasionally showed the apparition of mucous cells, which homogeneous metachromatic substance and were similar in appearance to the unicellular glands of the middle fold. The pearl layer was stained in light blue with toluidin blue, but prismatic layer in light greenish blue. The unicellular glands stained in greenish blue and the mucous cells showing metachromasia were positive reacting against PAS and were colored in purple (Plate XI Fig. 32). The organic substance which forms the periostracum was secreted from the middle fold, which showed a positive PAS reaction.

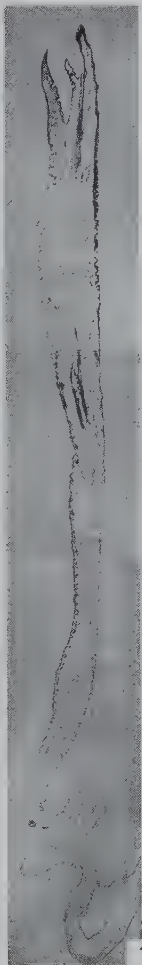
The ground substance of connective tissue was strongly positive against PAS. The above-mentioned differences between the epithelia from the two sides of the mantle in their staining abilities with haematoxylin-eosin were parallel with the varying degrees of the effects of the PAS reaction. The cytoplasm which was so strongly reactive in the epithelia of the outer surface was much less in that of the inner surface. Substances having reacted positively to PAS were visible for one's eyes as larger and smaller granules. The unicellular glands which had granules in blue or in orange color by AZAN stain and occupied their position on pallial and central area showed positive reaction to PAS. As concerns the so-called glycogen glands, chromic acid-SCHIFF reaction proved to manifest somewhat more weak coloration than in the case of PAS. Against BAUER-FEULGEN reaction, they were distinctly positive. Hyaluronidase test left the substance positive to PAS undigested. But the metachromatic mesenchymatous substance in the midgut gland and in the intestine was digested by the enzyme action of hyaluronidase. Eosinophile, granular substance contained in wandering cells and wall cells of blood vessels was positive to PAS reaction.

The epithelia of the pearl sac, which was stained in dark blue with toluidin blue, comprised the substance strongly positive to PAS and were easily distinguishable from the subepithelial mesenchyme (Plate XI Fig. 33). Blood cells, wall cells of blood vessels on the circumference of pearl sac and wandering cells invading the connective tissues, all possessd the cytoplasm strongly positive to PAS reaction. Five or six days after the insertion of "nucleus", the mesenchymatous tissue encircling it was occupied by granular ground substance positively to PAS. As the substance was easily digested by the treatment with hyaluronidase, this was presumed to represent hyaluronic acids. In the stage immediately after its establishment, the very thin epithelium of the pearl sac contained a substance positively reacting to PAS and this was gradually increased

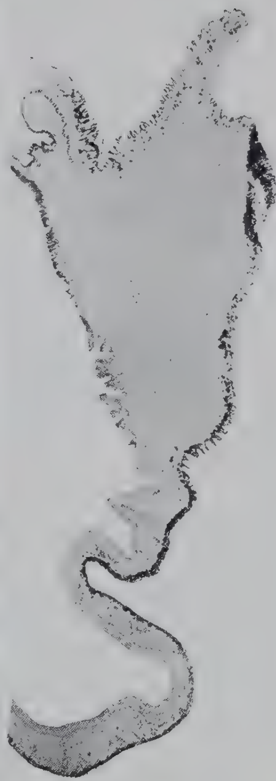
in quantity with the growth of the epithelium. The reverse was the case with the tissue surrounding the pearl sac of an age of six to twelve months, the named substance being decreased in its amount. The eosinophile homogeneous substance found in the seed pearl experimentally obtained was, as mentioned in chapter 111, positively reactive to PAS.

Venerupsis

The unicellular glands containing both acidophile and basophile granules were positive against PAS. In the middle fold, the glandular parts of the metachromatic glands which lead to the outside passing through the epithelial layer were buried in the subepithelial tissue. The discoidal epithelial cells of this fold were weakly metachromatic and secreted an organic substance, with which the formation of periostracum bears a certain connection. But the cylindrical epithelial cells of the inner fold were stained in dark blue. In the pallial- and the central-zones and as well as the subepithelial tissue were distributed by metachromatic unicellular glands which were open to the exterior through the epithelial cells (Text–Fig. 14). They were also scattered by small-sized metachromatic cells locating in the inter-cellular spaces, though these were decreased in number near the outer surface. With the toluidin blue staining,



14



15

Text–Fig. 14. Metachromatic glands in the mantle of *Corbicula*. They are distributed in a larger number on the inner surface of mantle on the pallial zone, but in much smaller number outer surface. The epithelium of the shell surface is deeply stained by toluidin blue on the marginal zone. Fixation in 10% formalinand staining in 0.01% toluidin blue. ×42

Text-Fig. 15. Metachromatic unicellular glands distributing on the inner surface of the mantle of *Venerupsis*. Cytoplasm is deeply stained in blue by toluidin blue staining in the epithelium of the shell surface of the marginal zone. ×47.7

the epithelial cells were stained in varying depth of blue color in accordance with their varying distance from the marginal zone, those nearer to the zone being colored more darkly and those far apart more lightly.

Discussion

By toluidin blue staining, the epithelial cells of the outer surface of the mantle are stained in dark blue without showing metachromasia. On the inner surface, larger metachromatic unicellular glands are enclosed in the subepithelial tissue, while smaller ones are inserted in the intercellular spaces of epithelium. The pearl sac epithelium is similar to the mantle in staining in dark blue and in showing no metachromasis. Occasionally are found the cases, where the metachromatic glands occupy their position in the subepithelial regions or intercellular space of epithelium. The areas showing metachromasis and those staining in darker blue with toluidin blue are highly positive against the reaction of PAS. This appears to indicate the presence of polysaccharides in the areas positive to PAS. The depth of color resulting from by toluidin blue stain and the magnitude of reactivity against PAS are variable according to chemical nature of the substance, with which the polysaccharide is combined. The granules within the unicellular glands of the middle fold are stained by toluidin blue of pH 7 in light blue to green and by that of pH 9.5 in dark blue. In the latter case, moreover, their exudation from the cells, a phenomenon unobservable in the staining of pH 2.5, occurs. Since they are eosinophile with haematoxylin-eosin staining and deeply stained in blue and ejected to the exterior with toluidin blue of pH 9.5, they are presumed to belong to a strongly acidic substance masked by a basic basophile coat.

In the marginal zone of *Anodonta* and *Hyriopsis*, as stated above, the eosinophile substance forms the periostracum. This means that the latter may arise from the basic substance. This is, however, not the case with the periostracum of pearl oyster, which derives both from the basophile and from the eosinophile substances. As the chemical components of the shell of pearl oyster are different from those of *Hyriopsis* according to Horiguchi (1956), it is natural that a morphological difference may exist between them. The abundance of polysaccharides on the mantle edge is parallel with the fact that the polysaccharides represent the important constituents of the periostracum. Bevelander (1948) says of this layer as being derived from the reduced sugar containing as protein. *Pteria* has the well-developed unicellular glands in the middle fold, but one of other bivalves, e.g,, *Venerupsis*, *Corbicula*, *Meretrix*, *Anodonta* and *Hyriopsis*, possess them. As regards the structure of the shell, it is also noteworthy that *Pteria* has the well-developed periostracum, where none of others has this.

Epithelial cells of the pallial zone of the mantle and those on the pearl sac, both of which form pearl layers, do not show metachromasis. The glands, which show metachromasis and have granules colored in blue by Azan staining, are scattering in the epithelial as well as in the subepithelial cell-complex under the shell surface of the mantle of pearl oyster, but they are scarecely discovered in the mantle of *Venerupsis*, *Hyriopsis* and *Anodonta*. Moreover, even when there are no metachromatic gland in the pearl sac, normal pearl layers still can be formed. From these facts, one will arrive at the conclusion that the metachromatic glands are not necessary for the pearl layer formation and the layer may arise from the substance which is colored in dark blue with toluidin blue stain, positively reactive against PAS and perceptible in the cytoplasm of the epithelial cells constituting the outer surface of the mantle and the pearl sac. Generally speaking, after the decalcification by 5% aqueous solution of trichloroacetic acids the nacre of a cultured pearl formed around the paraffin nuclei show the presence of proteins acidophile against haematoxylin-eosin stain and have polysaccharides positively reactive against PAS.

Glands rich in glycogen granules, the occurrence of which has been confirmed by the CrO_3-Schiff reaction and by the digestion with saliva, are found on the central area. The glycogen hardly recognizable in summer is abundantly found in winter. A certain relation appears to exist between the hibernation and the amount of this compound. As this is not abundant in the epithelium, where the formation of pearl and prismatic layers is rapidly proceeding, a process certainly different from that found in higher animals may occur in the case of the ossification of mollusca.

Summary

1) The distribution of polysaccharides in the mantle of *Pteria*, *Venerupsis*, *Corbicula* and *Hyriopsis* has been studied by means of PAS, chromic acid-Schiff reaction, toluidin blue staining and digestion method based on the action of hyaluronidase.

2) The epithelium on the outer surface of pallial zone and of central mantle area and that of pearl sac show no metachromasis, but it stained in dark blue by toluidin blue. Their constituents cells, however, contain a lots of substance positive to PAS. They are different in the intense of the color reactions according to the region of mantle. In marginal zone they are stained in dark blue and show metachromasis. The epithelium of the inner surface is stained in blue color than that of the outer surface.

3) The unicellular glands filled with granules show no metachromasis, but are stained in light greenish blue. The glands filled with a homogeneous substance are detectable by metachromasis. The contents of both the glands

positively react to PAS reaction. It appears that the difference in the staining reaction many arise from the difference in the components, with the polysaccharides are combined.

4) In *Pteria*, the unicellular glands filled with granules distribute on the outer surface of the mantle contrary to *Corbicula* where they are distributed on the inner surface side only.

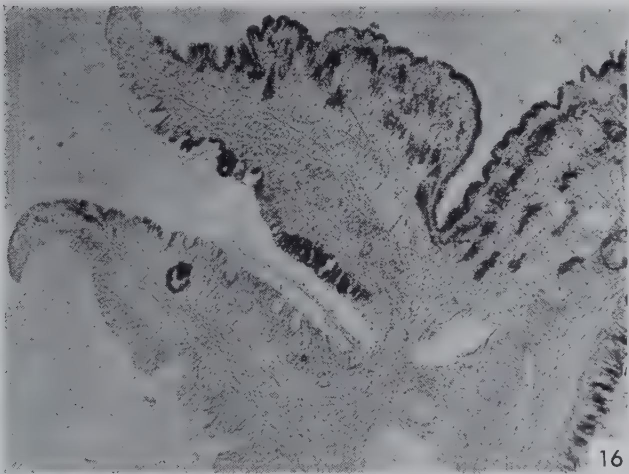
VII. Histochemical Observation on Amino Acids and Proteins in Mantle and Pearl Pac

The biochemical studies of the so-called conchiolin—the most important organic constituent of the shell—have been made by TANAKA, HATANO, KIYASU and TAKAGI (1953), GREGOIRE, DUCHATEAU and FLORKIN (1949, 1955) with a particular attention to amino acid, one of the constituents of conchiolin. As regards the formation of this layer, BEVELANDER (1952) named the two principal processes: 1) establishment of a protein membrane (periostracum) and 2) mineralization of the membrane, resulting in the solidification into calcified exoskeleton. In regard to the source of the protein membrane, BEVELANDER and BENZER (1948) were of the opinion that the secretion from the layer of cuboidal cells which occupy the outer surface of the middle fold of the mantly contains a protein together with one or more reduced sugars and the elaboration of organic matrix is brought about by this layer. By the aid of electron microscope GREGOIRE et al. (1955) have disclosed the structure of the protein membrane. Examining a diurnal rhythm in the deposition of tyrosin on the inner surface of shell, HIRATA (1953) has mad it clear, that both protein and calcium represent the substances essential to the shell formation. Little has been known, however, about the rôle of amino acids and proteins in the formation of shell. The present author has made a study on the proteins and amino acids in the mantle of *Pteria* (*Pinctada*) *martensii* DUNKER with respect to their histochemical identification and has disclosed the fact that the mucous cells showing a strong metachromasis contain the substance which is strongly positive MILLON's reaction. As the area positive to MILLON's is also positive to PAS, it may be deduced that the substance positive to MILLON's is coexistent with polysaccharides. Neverthless, the region positively reacting to ninhydrin occupies in the mantle on area more restricted than that detectable by MILLION's.

Material and Methods

Fresh material without fixation and tissue fixed in 10% formalin were both washed in water and prepared for frozen sections.

MILLON's reaction ninhydrin reaction PAULI's reaction and α-nitrozo-β-



Text-Fig. 16. Unicellular gland positively reactive against Millon's reagent. They are abundantly found on the inner fold and less abundantly on the middle folds. ×86.3

naphtol reaction were applied to the tissue sections on the glass slides (Glick, 1949). After the completion of reaction the sections were mounted with glycerin. By comparing the fresh tissue with the fixed one with respect to the extents of their reactivity, it was discovered that the former was more effective than the latter for the present aim.

Observations

Millon's *reaction*: The unicellular glands on the marginal zone were metachromatic in toluidin blue and pyroninophile in pyronin-methylgreen staining. Even after the digestion by ribonuclease, their properties of taking these dyes became neither extinct nor decreased. The glands of similar kinds distributing in epithelial as well as the subepithelial tissue were colored in brick red by Millon's reaction, but the gland cells of another kind, which stained in dark blue by pH 9.5 toluidin blue staining and dischanged the cell inclusion, were stained in orangey to brick color.

Epithelial cells of the outer surface of the mantle and those of pearl sac were colored in their cytoplasm in orangey to light brick color. Generally speaking, the area nearer to the marginal zone showed darker coloration by Millon's and the color grew gradually paler in proportion as the distance between the area in questions and this zone became larger. Epithelial cells of the three folds on the marginal zone and those on the entire inner surface of the mantle scarcely exhibited the color reaction against of Millon's. Wandering cells were moderate

in the magnitude of reactivity to this reagent. The results obtained by Pauli's and α-nitrozo-β-naphtol reaction were very similar to those of Millon's.

Ninhydrin reaction: On the middle fold of the marginal zone, the unicellular glands colored in blue with pH 9.5 toluidin blue grew dark purple by ninhydrin reaction. The gland cells which were metachromatic by toluidin blue and colored in dark red to brick-color by Millon's were stained in light blue by ninhydrin. This was also the case with the metachromatic glands on the outer surface.

The epithelial cells on the inner surface of the mantle were, as a rule, moderate in the grade of color resulting from the reaction, but on the marginal zone were much darker and purple in color.

The epithelium of pearl sac was completely the same as that of pallial zone in its color reaction. The connective tissue surrounding the sac was of paler color and the muscles were of dark blue to purple. Inner surface of shell, periostracum, prismatic and pearl layers were also dark blue to purple in color.

Discussion

Considering from the figures resulting from metachromatic, PAS and other reactions or various stainings, the unicellular glands on the marginal and pallial zones appear to represent the cells generally known by the name of mucous cells. Results of the observations given above tell that they contain in them a substance strongly reactive to Millon's reagent. By applying Millon's reaction to the inner surface of the shell, Hirata (1953) found the substance positive to this reaction to be transferred to the shell. The present author has perceived, as stated above, the presence of the substance positive to ninhydrin in all the epithelial cells from the outer surface of the marginal zone. This substance originating in the epithelium which is in contact with the shell appears to be added to the latter. It may be presumed that in the epithelium of the outer surface of the mantle the substance positive to PAS probably combines with some amino acids.

As to the granules which are eosinophile in haematoxylin-eosin and colored in orange-red to rosy tone by Azan staining, they react to PAS positively though without showing metachromasis. As they are found in a large quantity showing a weak ninhydrin reaction and strongly positive Millon's reaction, they may be regarded as to represent a certain chemical compound to be combined with α-amino acids.

The so-called mucous cells, seem to include polysaccharides associated with amino acids and the unicellular glands of the middle fold seem to contain the granules of polysaccharides combined with amino acids. These may have a certain relation with the formation of periostracum. From the electron micro-

scopic observation on the transverse sections of the shells of *Nautilus*, *Trubo*, *Pinctada*, *Mytilus* and *Pteria*, GREGOIRE (1957) and WADA (1958) have said that calcium carbonate crystals are interrupted one from another by an organic layer. This is in accord with the fact mentioned above.

Summary

1) The distribution of amino acids has been histochemically ascertained.

2) The area positive to MILLON's and ninhydrin is assigned to two different origins. One is the presence of unicellular glands having a large amount of acidic substances which are basophile and strongly reactive to MILLON's, and the other in that of the glands having an acidophile substance with a basic coat and strongly reactive to ninhydrin.

3) The epithelial cells in contact with the inner surface of shell and in the height of secreting shell substance are strongly reactive against both MILLON's and ninhydrin.

4) The polysaccharides and the other substances which are positive to MILLON's or ninhydrin-reaction do not lie separately, but they are somewhat imperfectly combined together.

5) The substance positive both to MILLON and to ninhydrin is also detectable from periostracum, prismatic and pearl layers of shell.

VIII. Histochemical Observation of Nucleic Acids in Mantle and Pearl Sac

The formation of shell in mollusca and that of the cultured pearl in the pearl oyster have been the subject of numerous studies in the past. It is generally admitted that various sorts of metabolic functions working in complicated partnership may probably be implied in these processes.

The current biologists are paying keen attention to the nucleic acids and to their rôle during the living process. In view of this fact, the author has made a study on the localization of nucleic acids in mantle and in pearl sac by histochemical methods. His experiments have shown that abundance of ribonucleic acid (RNA) is contained in the epithelium or pearl sac and in that of the outer mantle surface which comes in contact with the shell on one hand, very little of RNA is included in the epithelial cells of the inner mantle surface and of the other surface in the region which is not on direct with the shell on the other hand. He presumes that, within the epithelial cells, RNA may play a certain part in the synthesis of the protein which is one of the components of the nacre of shell and pearl.

Material and Methods

Specimens were one to three years old pearl oyster. "Nuclei" to be inserted were prepared in part from the shell of fresh water mollusca and in part from paraffin or its mixture with activated charcoal. They were insertèd into the body of pearl oyster so as to place them immediately beneath the graft tissue introduced together. The operated oyster were cultured in Ago Bay under natural condition. One to three months after the insertion, the "nucleus" together with it surrounding tissue was fixed in CARNOY's fluid for 30 minutes, in 10% formalin, absoluie alcohol, absolute chilled aceton, or in alcohol-formalin fixative, the alcohol of which been saturated with picric acids. Another lots of material was decalcified by 5% aqueous solution of trichloroacetic acid. The fixed tissues were sectioned in usual way.

Localization of RNA was for the most part determined by means of the pyronin-methylgreen method followed by the treatment with ribonuclease and the FEULGEN reaction.

The sections to be treated with RN-ase were extracted after KUNITZ's method (1949). As a control, the another lot of sections was soaked in water and incubated at 60°C for one hour. Both the lots were stained in thionin or phyronin-methylgreen.

Observations

Plate XII Figure 36 is the photograph of the epithelium having developed around the nucleus prepared from the paraffin mixed with activated charcoal. The pearl sac is constructed by discoidal epithelial cells which possess basophile cytoplasm and nucleus containing a nucleolus. In the surroundings of the sac, some wandering cells are observable. When stained with haematoxylin-eosin, the prismatic layer secreted from the epithelium shows acidophile granules. In undecalcified sections a colloidal basophile substance was perceptible among those acidophile granules. Pyroninophile granules were highly concentrated in the epithelial cells of the pearl sac. They were hardly recognizable in the surrounding tissue though they were present in the wandering cells appearing in it. As regards the polymorphism of the epithelial cells of the pearl sac a discussion will be made later.

The pyroninophile substance was examined by the treatment with RN-ase and the FEULGEN reaction. Although the pyroninophile nature of the cytoplasm of the pearl sac epithelium failed to appear with the treatment by RN-ase, it was definitely demonstrable by the control experiment, in which the tissue sections soaked in water were incubated at 60°C for one hour. Against FEULGEN reaction pyroninophile substance in the cytoplasm was negative, while the nuclear

membrane and the chromatins positive.

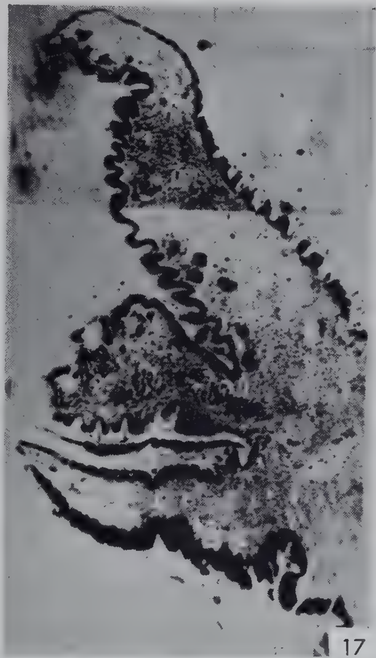
Plate XII Figure 37 is the photograph of a seed pearl, showing the pyroninophile cytoplasm of the epithelium of its pearl sac.

Mantle

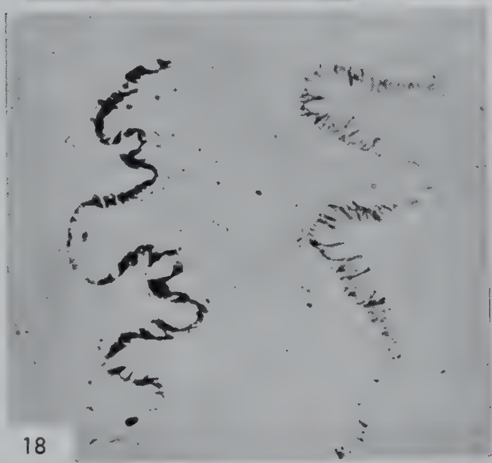
Text–Figs. 17 and 18 are the photographs of the mantle representing the highest concentration of pyroninophile substance in the cytoplasm of epithelial cells on the outer surface of mantle and its almost complete absence from the other tissue. In Plate XII Fig. 34A the epithelial cells containing a great amount of this substance are shown in a higher magnification.

The pyroninophile substance was also included in the mucous cells found on the mantle edge and on the outer layer of middle fold.

The pyroninophile substance in the cytoplasm of the epithelial cells on the outer surface of the mantle disappear by the treatment with RN-ase. But the substance called by this name did not disappear from the mucous cells even with this treatment. These two kinds of pyroninophile substance were



17



18

Text–Fig. 17. Photomicrograph showing the distribution of RNA on the marginal zone of the mantle of pearl oyster. Fixed in 10% formalin, stained in pyronin-methylgreen.

Text–Fig. 18. Same showing the distribution of RNA on the pallial zone of the mantle of pearl oyster. Taken through green filter. Shell surface of the mantle corresponding to the left. ×150

both negative against Feulgen reaction.

Discussion

By histochemical examination a great amount of RNA is detected in the cytoplasm of the epithelial cells on the shell surface of the mantle and in the same of those of the pearl sac. Throughout the entire course of the study, several different methods have been employed. The nuclei, around which the pearl sac is to be formed, have been prepared either from the shell of fresh-water mollusc, or from paraffin mixed with activated charcoal. Besides, the material to be placed in fixation has been taken in every season of a year.

So far as the author's observation goes, the pyroninophile substance has failed to react positively not only to RN-ase, but also to Feulgen. This suggests that this substance appearing in the cytoplasm of the epithelial cells on the outer surface of the mantle and on the pearl sac may represent a RNA. In spite of that, the substance found in the cytoplasm of mucous cells which lie on the mantle edge and on the outer layer of the middle fold do never show a positive pyroninophile reaction by the preliminary treatment with RN-ase, so that it is apparently different in its nature from the above-mentioned RNA. This substance, which takes basic dyes, may represent a kind of acid mucopolysaccharide.

According to de Waele (1930), the calcium carbonate of the shell is said to be derived from the blood and from the so-called extra-pallial fluid which contains protein, carbon dioxide and calcium carbonate.

Bevelander and Benzer (1948) are of the opinion that the elaboration of the organic matrix (periostracum) is brought about by the activity of a layer of cuboidal cells which, occupying the outer surface of the middle fold of the mantle, contain protein and one or more reducing sugars.

These substances alluded by them must be of a pyroninophile nature which persist even after the preliminary treatment by RN-ase.

The solution of the process of protein synthesis has been the aim of numerous studies in the past. Recent years, much attention has been focused on the nucleic acid, the activity of which would furnish one of the important factors to protein synthesis. Taking this generally accepted point into consideration, the author assumes that in the synthesis of the protein which constitutes the nacre substance of shell and cultured pearl the nucleic acid in the cytoplasm of epithelial cells will be involved.

Epithelial cells of the pearl sac are variable in the size and shape. It is generally admitted that in summer and autumn, when the secretion of nacre is almost entirely suppressed, they are very small in size and cylindrical in shape. In one of his earlier investigation, however, the author (Okada, Tsujii and Watabe,

1953) has noticed in summer pearl sac that discoidal, cylindrical or other metastatic pearls are found mixed. He assumes that the shape of the cells may have a certain connection with the nacre secretion. In so far as relation between the shape of cell and the quantity of nucleic acid per unit cell is unknown, he can not be sure as to whatever shape may be in the height of the secretory activity.

In his study on the developing teeth, Engle (1948) relates that in the stage prior to the formation of dentine and enamel, glycoprotein makes its appearance in the cytoplasm of the odontoblasts and the ameloblasts and that the dentine contains a carbohydrate-protein complex as one of the components of developing enamel matrix.

The presence of RNA in the cytoplasm of the epithelial cells of mantle and pearl sac suggests that a processes implicated in a certain protein synthesis may take place there and the resulting protein may provide one of the constituents of nacre.

Summary

1) A histochemical study on the localization of RNA was made in reference to the formation of shell and cultured pearl.

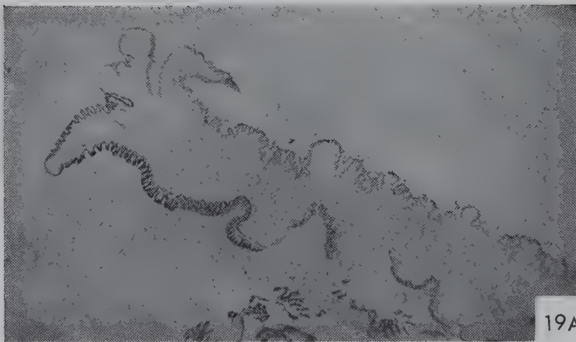
2) In the epithelial cells of the shell surface of mantle and in those of the pearl sac, the cytoplasm is abundant in RNA, through in those of the same surface of the middle and the inner folds and in those of the inner mantle surface, it is almost destitute of this substance.

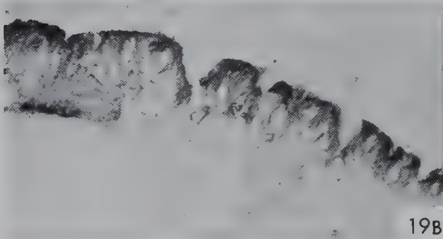
3) Wandering cells scattering in the connective tissue of the mantle or in the pearl sac are rich in RNA.

4) A comparison has been made among carbonic anhydrase, calcium and RNA as to their localization.

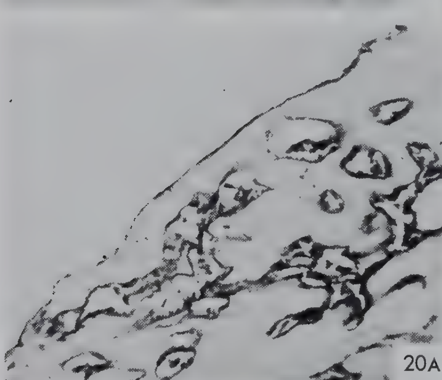
IX. Histochemical Observation on the Activity of Alkaline Phosphatase

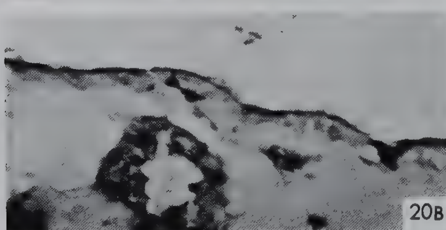
About the activity of alkaline phosphatse in the mantle of molluscs, a number of studies have been published. As to the rôle of this enzyme in shell formation, however, no satisfactory explanation has been brought forward. Manigault (1939) and Bourne (1943) mentioned of it as playing an important rôle in the transportation of calcium from one place to the other. By comparing the distribution of P-32 in molluscan mantle with that of Ca-45, Bevelander's (1952) histochemical study of phosphatase explained its concentration in the subepithelial region as to represent the fact that it gives rise to an organic constituent of

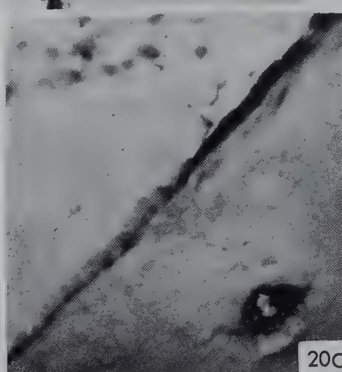

19A


19B


19C


20A


20B


20C

periostracum and prismatic layer. Tsujii et al. (1954), making a study on distribution of P-32 and Ca-45 in the mantle, in the pearl sac and in the shell of pearl oyster, reported that they were accumulated in the subepithelial region just beneath both the surface of mantle and in the epithelium of pearl sac as well as in the region just beneath. Ojima and Ikenaga (1954) made an observation on the distribution of alkaline phosphatase in the freshwater pearl oyster, *Hyriopsis schlegelii*, with the result that the inner one of the three folds and the epithelium of pearl sac positively reacted to the alkaline phosphatase and that the connective tissue and muscular bundles within the mantle were indifferent to the test. Kado (1954) showed in marine bivalves the fact that the strong activity of alkaline phosphatase is found in the epithelium of the outer surface, especially in its columner cells. On account of those two contradictory results, the author has made another observation on the mantle and the pearl sac to know the activity of alkaline phosphatase.

Material and Methods

Pearl oyster and its pearl sac were used as materials.

The procedure recommended by Glick (1949) were followed in the preparation of sections. It must be added, however, that on account of the richness of calcium in the mantle and other tissues, sections were previously soaked in pH 4.5 to 5.0 citric buffer solution and incubated for 15 minutes, before incubating them in the substrate medium for one to six hours.

Observation

The activity of alkaline phosphatase was concentrated for the most part in the inner fold and on the outer surface of the shell fold. It was much weaker in the ordinary epithelial cells on pallial and central zones than on the outer surface, on which it was mediocre and similar to the activity within the nucleus. It was scarecely found in the unicellular glands.

In the subepithelial connective tissue and the muscles the activity was somewhat weaker than elsewhere. In the same tissue underneath the shell

---

Text–Figs. 19A, B & C. Microphotograph of the mantle of pearl oyster, showing the activity of alkaline phosphatase.

A Inner surface of the mantle showing a strong activity of the epithelium. ×11

B The same in higher magnification. ×200

C Shell fold and middle fold of the mantle. ×86.4

Text–Figs. 20A, B & C. Photograph of epithelial cells of pearl sac illustrating the activity of alkaline phosphatase.

A Photograph illustrating the uneven distribution of the activity of alkaline phosphatase in pearl sac. ×36.4

B & C Same higher magnification. ×800

surface of the mantle there was an alternation of high and low concentration ot alkaline phosphatase. In the epithelium of the pearl sac completely established, the activity of this enzyme was found high. The subepithelial area was not uniform in the activity even in the same pearl sac, showing its stratified arrangement, in which high and low activities were alternating. This was also the case with the mantle tissue.

Discussion

The observation that the activity of alkaline phosphatase is concentrated for the most part to the epithelium on the inner and the shell surface is in complete agreement with what has been stated by KADO (1954) in *Venerupsis*.

It has been reported by OJIMA and IKENAGA (1954) *Hyriopsis*, that the activity is most intense in the epithelial cells of the inner mantle surface. The result contradictory to that of the present author appears to have arisen from that they mistook the shell surface of the mantle for the inner surface is may also by the case with BEVELANDER's statement (1953).

On the epithelium of the outer surface, the activity become in general weaker from marginal zone towards the dorsal side. Considering from this and from the fact mentioned in the foregoing chapters (Chapters II, IV and V) the epithelium closer to the marginal zone, from which the shell forming substance are secreted, is believed to have more intense activity of alkaline phosphatase. In one and the same pearl sac the area more active and less active in the enzymatic function are found mixed together. This appears to tell us the reason why a pearl is not formed concentrically, but in the manner reminding us of a fish scale. Without secreting the pearl uniformly all around its circumference, the epithelium of pearl sac shows a local unequalness in its secretory activity. Uneveness in the enzymatic activity seems to be in close relation to unequal secretion of the shell substance, the region with larger quantity of alkaline phosphatase being higher in the secretory activity. Future observation may provide us with some satisfactory conclusion on this point.

Summary

1) The activity of the alkaline phosphase in *Pteria* (*Pinctada*) *martensii* DUNKER has been histochemically studied.

2) Both the inner fold and the outer marginal zone in the region containing to that display the highest enzymatic activity in their epithelium.

3) The area in which the enzymatic activity is perceptible appears to correspond with the area most active in secreting the organic substance. This agrees with the result stated in Chapter III, IV and V.

4) A strong activity is perceptible in the epithelium and in the subepithelial tissue of pearl sac. Even one and the same pearl sac the magnitude of the activity is locally different.

X. A consideration on the Mechanism of Formation of Abnormal Pearls and Shell

If one examines the pearls produced by pearl oyster at the harvest, one will find that not all of them are necessarily perfectly formed; some of them may consist of only layer of prismatic or organic layer and some others may have all three completed, but disorderly mixed. How to lessen these abnormal pearl is an urgent problem in increasing the efficiency in the limited area of culturing fields.

Nevertheless, observation on the abnormal structure of pearl sac and the region of the body, in which abnormal pearls are produced, has never been made except by NAKAHARA and MACHII (1956), and AOKI (1957a and b). As to fresh-water bivalves, the study of OJIMA and WATANABE (1953) on the change of the epithelial cells of pearl sac in *Hyriopsis* is a representative one.

Recently, organic layer pearls (pearl consisting of organic substance only, the "Dokuzu" in Japanese) have been particularly increasing in number, attaining to more than 20% of the total of harvested pearls. This chapter is devoted to the disclosure the structure of the pearl sac, which happened to organic pearls, and to the comparision of the structure of abnormal mantle with that of abnormal shell—the shell with organic layers overlapping the pearl layer of the inner surface of shell—on the basis of the material taken from Ago Bay. Consideration will be extended also to a comparison of the mantle with the pearl sac as regards their structures. As a results of his studies, the author has reached the conclusion that the abnormal pearls are all the product of the pearl sac with abnormal epithelia. As one of the factors yielding an abnormal pearl sac he attributes its origin to the inflammation of pearl sac epithelium and its surrounding tissues. The inflammation may results from the stimulations caused by the exudate comming either from a large number of necrosed wandering cells or from the exfoliated fragments of the pearl sac epithelium which happened to occur in the space between pearl sac and inserted nucleus.

Material and Methods

About 50 pieces of organic layer pearls taken from the Oyster Research Institute at Matoya, Mie Prefecture, were fixed in 10% formalin or in 9% alcohol together with the surrounding tissue. The tissue sectioned in ordinary way were stained by haematoxylin-eosin or toluidin blue. Decalcification were made

in 5% thrichloroacetic acids and followed by washing in water and embedding in paraffin. As another method, the pearls were pollished with sand paper until they became a hemisphere and examined under binocular anatomical microscope to learn the stratification of layers on the pollished surface.

Observations

The epithelial cells of the pearl sac which produces an abnormal pearl were divisible into two types (Plate XIII Figs. 38, 39A, 39B, 40 & 41).

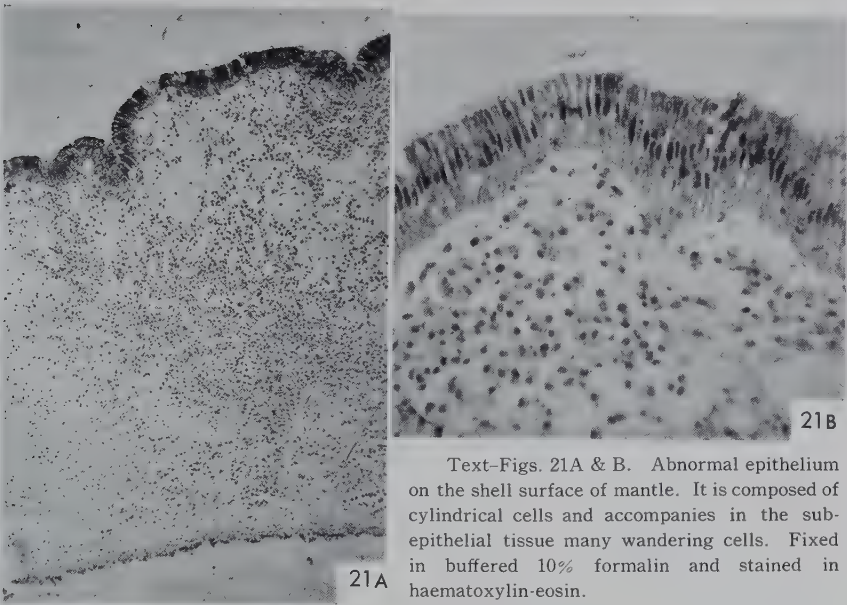
Type I: Pearl sac composed of extremely slender, tall, cylindrical epithelial cells (Plate XIII Fig. 39B).

Type II: pearl sac composed of somewhat lower epithelial cells, with large intercellular spaces invaded by wandering cells (Plate XIII Fig. 41).

In the Type I the constituent cells were eosinophile and their free ends were torn to pieces, some of which were immersed into the superficial part of the pearl "nucleus". The cell nucleus with little chromatin, in which the nucleolus was visible, located at the center or near the basal part of cell. Small pyknotic nuclei of oval shape were found interposed among the epithelial cells. They may belong to the cells either repelled from the epithelial layer, or derived from the wandering cells accumulated in the subepithelial region of the pearl sac. The distinguishing traits of the Type II were the possession of many intercellular spaces and occasionally of metachromatic unicellular glands. The wandering cells with eosinophile granules and the epithelial cells of the pearl sac invaded the space between pearl and pearl sac, both adhering to the surface of the pearl. The phenomenon bore a close resemblance to that found in a light catarrhal inflammation of intestine and in a slightly inflammed edematous skin. In this type of pearl sac subepithelial region was crowded with a lot of wandering cells.

Under the binocular microscope, the nucleus of the organic pearl was found covered by organic layer on its the surface. In the pearl, in which the secretory process from the pearl sac proceeded to a certain extent, almost entire surface was still occupied by organic layers, through it happened that the prismatic layer overlapped them here and there in small areas. From this fact, it was recognized that the organic layers had been continuously secreted from a definite part of pearl sac till the completion of its establishment. Notwithstanding, out of 130 abnormal pearls only a single piece was provided with a perfect pearl layer. This is believed to have resulted from the renewed secretion of organic layer over the pearl layer encircling the pre-existing organic ones.

As for the structure of the mantle, the abnormal one was covered by very tall cylindrical epithelial cells and the subepithelial region was crowded with numberes of wandering cells (Text-Figs. 21A and B). The epithelium was thus of



Text-Figs. 21A & B. Abnormal epithelium on the shell surface of mantle. It is composed of cylindrical cells and accompanies in the sub-epithelial tissue many wandering cells. Fixed in buffered 10% formalin and stained in haematoxylin-eosin.
A: ×100;
B: Same in higher magnification ×300

the type quite different from the ordinary one, which, however, was liable to be converted into such a type of layer as to be composed of cells with eosinophile cylindrical cytoplasm including numerous secretory granules.

Considerations

From the results given above, it may be clear that the epithelial cells of the pearl sac which produces abnormal pearls are structurally quite different from those around the normal pearl (pearl layer pearl). There are thus two types of pearl sacs which are definitely distinguishable from each other.

The Type I is represented by the epithelium composed of a very slender cylindrical cells and the Type II is the one which is in a light catarrhal inflammation. Taller cylindrical epithelial cells lining the abnormal mantle are exactly identical with that of the pearl sac of the Type I in the constitution of the cytoplasm of the constituents cells. Numerous wandering cells are swumming under the region attached to the inner surface of the shell which is covered by organic layer instead of pearl layer. This belong to the feature common to all the epithelia which secrete organic substance under both normal and abnormal conditions.

As discussed in Chapter VI, which dealt with the relation between the height of the epithelial cells and the secretory activity of the organic substances,

the marginal zone of the mantle has on its shell surface the epithelial cells taller than those of other regions in all of the marine, brackish and fresh water bivalves. Moreover, as stated there, in addition, cutting out of the shell in the central area causes the epithelial cells of the underlying mantle to change themselves into taller cylindrical cells which include a lot of secretory granules. This seems to mean that they have entered the active stage of secretion.

It appears that the height of epithelial cells has a certain relation to the secretion of organic substance. They have a basophile substance probably coming from nuclei and their free ends, laden with such a substance, become disjoined from their main portion to move down to the surface of abnormal pearls. These are the indication that the cells are active. The pearl sac which has a thin epithelial cell enclosing intercellular interstices is suffered from a slight catarrhal inflamation, so that the organic layer and many necrosed cells are deposited on the surface of the pearl nucleus. As mentioned in Chapter II, the mass of necrosed cells having nuclei pyroninophile against pyronin-methylgreen staining are found in the center of the seed pearls experimentally obtained. This suggests that this type of nuclei possess depolymerized DNA. Surrounding the mass of the necrosed cells, there are homogeneous organic layers staining yellow to red by haematoxylin-eosin, upon which the prismatic or pearl layers are further deposited. Many of the abnormal pearls were found to be made up of organic layers alone which have been deposited most of the inserted nuclei are covered by normally deposited layer in earlier stages, only a part of them remaining to grow into "Dokuzu". As for the fact, that in the majority of cases the pearl are able to grow normally, even when a mass of necrosed cells, or of organic substance is remained on the surface of the inserted "nucleus", the author is of the opinion that this may result from the antagonism between the quality of necrosed cell mass and the activity of the pearl sac epithelium. If the activity of the epithelium is weaker than the stimuli, the pearls may become "Dokuzu".

Summary

1) By the observation of the pearl sac which yields "Dokuzu", and abnormal organic layer pearl, it has been found that the origin of the latter has a close connection with the abnormal constitution of the epithelium of the former.

2) The abnormal constitution of the epithelium is classified into two types. Type I is the epithelium composed of tall cylindrical cells and represents the structure in which the secretion is active. Cytological features in this type are quite the same as that are found on the edge of the marginal zone. In this type, the epithelium of the pearl sac which produces abnormal pearl manifests the same morphological features as in the case of removing a piece of shell from the central area, in which the epithelial cells are converted into very tall

cylindrical ones by the operation.

Type II is represented by the epithelium, cells of which are shorter, far from cylindrical in form, have basophilie cytoplasm and are inserted by intercellular space in the basal portion. These features indicate that the epithelium in a light inflammation.

3) The cause of the inflammation, may arise from the presence of degenerated cell mass, or from the organic substance which have been exuded from the necrosed cells into the space between the epithelium and the inserted nucleus.

XI. Consideration on the Mechanism of Shell- and Pearl-Formation

Although all three layers (periostracum, prismatic and pearl layers) of the shell are always observed in marine (*Pteria* (*Pinctada*) *martensii* Dunker, *Meretrix meretrix lusoria* Gemelin and *Venerupsis* sp.), brackish water (*Corbicula japonica* Prime) as well as freshwater forms (*Anodonta* sp. and *Hyriopsis schlegelii* (Martens)), their relative thickness is different among the species. The structure of the mantle, especially the shape of the three folds in the marginal zone, are also variable according to the structure of shell.

Of the bivalves which the author have studied, *Pteria* (*Pinctada*) has the best developed shell lips. This means that it has the periostracum better developed than in other bivalves. On the marginal zone of the mantle of *Pteria* in the middle fold, large unicellular glands are in a cluster and their contents are secreted into periostracal groove. These substance are stained by toluidin blue in very light green to blue without showing metachromasia and are eosinophile against haematoxylin-eosin. This may allow us to assume that the contents of these unicellular glands belong to basic substances. On the other hand, the unicellular gland metachromatic in their properties are distributed on the inner fold and on the inner surface of the outer and middle folds. They may have acidic contents. The histochemical tests of these two kinds of glands prove that the acidic gland is positively reactive to PAS, Millon's, α-nitrozo-β-naphtol and Pauli's reactions and the basic gland is positive to PAS and ninhydrin reaction and by toluidin blue of pH 9.5, its contents being semi-fluidal deeply blue and exuded out of the cell. From these facts, the basic (mucous) gland appears to have polysaccharides combined with the substances positive to Millon's—tyrosin and other amino acids—and the basic (unicellular) glands have polysaccharide united with a substance positive no ninhydrin. If a comparison will be made among the region of mantle with respect to the depth of color resulting from the staining in basic dyes and in histochemical reaction, the epithelium on the outer surface in the marginal zone is deeper in color than that on the pallial zone and on the central area. This may show that in proportion to the more

abundance in RNA, alkaline phosphatase as well as in the substance positive to ninhydrin and that the epithelium is higher its the secretory activity as it drawer near to the marginal zone.

The epithelial cells of the pearl sac which yields abnormal pearl and those of the mantle in the region attached to the organic layer of the inner surface of the shell (refer to Chapter X) are of the cylindrical shape longer than those from other regions or from the normal pearl sac and have many small secretory granules. The apical parts of the cells are branched into small pieces, which are partly deposited on the surface of the inserted nucleus, or on the inner surface of the shell, giving rise to the origin of organic layers (periostracum and a part of prismatic layer). Even though the cells in the central area capable of secreting the pearl layer, their formative power is much smaller than in those of the marginal and pallial zones. They have no activity for the secretion of periostracum under normal, natural condition, but in case where a piece of shell is cut out they become to acquire an ability of secret periostracum and prismatic layer. In this case, they change their form into a tall cylindrical shape, namely into the forms of the epithelial cells on the marginal zones. In them, the secretory granules which are eosinophile are accumulated at the tip and, further, fall down to the surface of pearl or shell. This suggests us the cell can, further, easily be brought to an active secretory stage in which they secrete the organic layer. In this stage they are exactly the same as the cells on the marginal zone, in their form. These facts suggest that the periostracum may be formed by the unicellular glands in the middle fold and ordinary, or exceptionally taller, cylindrical cells on the outer surface of mantle.

There is a certain relation between the form of the cells and their activity of secreting shell-forming substance. It may be perceived that the formation of three layers of the shell are dependent on three different functional conditions of the epithelial cells. Moreover, these conditions are feasibly changeable from one to another by external stimulations. Production of culture pearl is effected by the insertion of the graft tissue—a piece of pallial zone of $2\,mm^2$ in size—into the gonad of another pearl oyster together with "nucleus". If the marginal zone of the mantle is grafted to the oyster tissue, it forms organic or prismatic layer on one hand, the graft prepared from the central area slowly secretes the pearl layer on the other hand. Such a difference is due to the fact that the transplantation of the tissue into the gonad does not suffer from so strong a stimulus as to be altered in the secretory activities and the graft tissue retains its orginal function. Although a considerable amount of organic and prismatic layer pearls are yielded by operation technique prevailing nowadays, this may results from that the graft tissue is under the control of some stimuli. As the agents exerting stimuli upon the tissue, necrosed and degenerated cells which

appear subsequent to operation may be reckoned. In accordance with the difference in the antagonism between such stimuli and the activity of the epithelium of pearl sac, some may grow into organic layer pearl (Dokuzu) and others to normal ones.

As for the mechanism of the formation of prismatic layer effected by the epithelium in the marginal zone, it originates evidently in the facts that the constituent cells are slightly taller than those of the central area. For all that, it is still difficult to distinguish the cells secreting the prismatic layer from those forming pearl layer with respect to their morphological features. The organic constituents of these layers, however, are completely different from each other in their properties. The prismatic layer has basic constituents which show an orientation perpendicular to the epithelium, the pearl layer, on the contrary, shows a horizontal stratification of acidic constituents.

As for the formation of pearl layer, in the case of the formation of cultured pearl, the epithelium which has originated from the mantle epithelium of shell surface is capable of forming pearl layer. Tsujii (1955) has already reported that the cell of pallial and central area of the outer mantle is secreting the pearl layer and especially those on the pallial zone contain a large amount of RNA, a substance which is positive to PAS, ninhydrin-, Millon's, Pauli's and α-nitrozo-β-naphtol reactions. The alkaline phosphatase is strikingly active on the outer surface of the middle fold, and moderately on the outer and the inner surface of the outer folds, and on pallial zone, but least on the outer surface of central zones. Mucous cells in *Pteria*, *Anodonta* and *Hyriopsis* show no enzymatic activity on this sort. It is interesting to note that Beedham (1958) says of the alkaline phosphatase as being discovered from the epithelial cells which secrete the non-calcareous region of shell. The area which shows a high concentration of the alkaline phosphatase (cf. Chapter IX) contains a certain amount of calcium in addition to the non-calcareous material.

As for the origin of calcium to be used in shell formation, it originates, at least for some part in the food. It appears, however to be taken through this route in much smaller amount than Watabe et al. (1956) consider. It may chiefly be absorbed through gills and other soft parts (Tanaka et al., 1952). The results of the observations by the microincineration show that the calcium in the mantle is different in its quantity according to the species. In fresh-water bivalves, *Hyriopsis* and *Anodonta*, a large number of calcium granules are accumulated in the subepithelial region under the inner surface of the mantle. Wandering cells found around these granules also contain a certain amount of calcium. The granules in the connective tissue and in the wall cells of the blood vessels become smaller and smaller in their size, as the draw nearer to the outer mantle surface. This appears to indicate to a certain extent the probability of

their being transferred by those wandering cells from the inside to the outside. None of the granules are found in the marine bivalves, where fine calcium granules alone distribute all over the mantle, especially abundantly on the epithelium of the outer surface. The calcium granules of large size found in the fresh-water bivalves may represent stored calcium. Distribution of calcium in the epithelium of pearl sac and in that of the shell surface of the mantle is not uniform. This appears to indicate the locally unequal secretion of calcium which may result in a scale-like arrangement of the layers on the pearl. The calcium in the epithelium exhibits as very fine granules. The carbonic anhydrase is stronger in it activity in the epithelium having a larger quantity of calcium. If one considers these fact deeply, one may feel a great interest in the relation between the sites of the activity of carbonic anhydrase and activity of secretion of organic substances in the process of shell and pearl formation.

As for the function of the unicellular glands which observed in the marginal zone and in the outer surface of mantle, those which have granules colored in purple to red by AZAN staining and are provided with external apertures are inserted in the intercellular space of the epithelium on the pallial zone of the outer mantle surface as well as in the underlying subepithelial tissue. As to the functions of these glands no one has ever made any mention. Despite TANAKA's (1931) record of the discoverly of these glands, the present author was unable to find them on the normal pearl sac. On the other hand, many of the students support the view that the normal pearl sac consists of no more than one kind of discoidal epithelium. Those facts appear to indicate the glands may have a certain relation to the formation of pearl layer. Besides, the fact that they are present on the outer surface of the mantle only on the pallial and marginal zones, where it is liable to contract, seems to point to the probability that they may have a function to lubricate the interstice between the shell and the mantle. In *Venerupsis*, *Hyriopsis*, *Corbicula*, and *Anodonta*, this type of gland is rarely found.

References

ALVERDES, F., 1913a. Versuch über die kunstliche Erzeugung von Mantle Perlen bei Süsswasser muscheln. *Zool. Anz.*, **42**: 44–459.

———, 1913b. Über Perlen und Perlbildung. *Zeitshu. Wiss. Zool.*, **105**: 598–633.

AOKI, S., 1956. Some experiments on the nuclear insertion in the pearl-culture of the pearl oyster (*Pinctada martensii*). 1. Formation of pearl sac and pearl when the inserted nucleus was placed in contact with the retractor muscle of the gonad. *Bull. Natl. Pearl Res. Lab.*, **2**: 113–118.

———, 1957. Some experiments on the nuclear insertion in the pearl culture of the pearl oyster (*Pinctada martensii*). II. Formation of the pearl-sac and pearl in the case when the outer epithelium of the mantle piece did not contact with the nucleus in operation. *Bull. Natl. Pearl. Res. Lab.*, **3**: 217–227.

———, 1958. Personal communication.

ASANO, M., M. ITO, and T. KUMAGAI, 1956. Comparative biochemical studies on aquatic animals. 1. Calcium turnover of the fresh water fish and shellfish. *Tohoku Jour. of Agri. Res.*, **VI**: 341–360.

BAER, C. E., 1830. Bemerkungen über die Erzeugung der Perlen. MECHEL's *Archiv. f. Anat. u. Physiol.*, 352–357.

BEEDHAM, G. E., 1954. Properties of the non-calcareous materials in the shell of *Anodonta cygnea. Nature*, **174**: 750–752.

———, 1958. Observation on the mantle of the Lamellibranchia. *Quart. J. of Micro. Sci.*, **99**: 181–197.

BEVELANDER, G. and P. BENZER, 1948. Calcification in marine molluscs. *Biol. Bull.*, **94**: 176–183.

BEVELANDER, G., 1951. A study of calcification in molluscs with special refference to the use of P–32 and Ca–45. *New York Jour. Dentist.*, **21**: 305–308.

BEVELANDER, G., 1952. Calcification in molluscs. III. Intake and deposition of calcium–45 and P–35 in relation to shell formation. *Biol. Bull.*, **102**: 9–15.

BIEDERMAN, W., 1901. Untersuchungen über Bau and Entstehung der Molluskenschale. *Jena. Zeitschr.*, **36**: 1–164.

BOOT, A. B. de, 1609. Gemmarum et lapidum historia-Honovias. (From Matsui, 1957)

BOURNE, G. H., 1943. The distribution of alkaline phosphatase in various tissue. *Quart. Jour. Exp. Physiol.*, **32**: 1–21.

BOUTAN, L., 1923. Nouvelle étude sur les perles naturelles et sur les perles des culture. *Ann. Sci. Nat. Paris.* s. 10, **6**: 1–94.

BOWERBANK, J. S., 1884. On the structure of the shell of molluscous and conchiferous animals. *Trans. Microsc. Soc., London*, **1**: 123–154.

CARPENTER, W., 1874. On the microscopic structure of shells. 1. and 2. *Rep. Brit. Ass.*, **14**: 1–34 and **17**: 93–134.

DUBOIS, R., 1906. Présentation de coupes de perles fines sans noyau parasitaire prouvant l'existence d'une Margaritose non parasitaire. *C. R. Assoc. Franc. Avac So.*, **35**: lre. Partie, Lyon. s. 94.

ENGEL, M. B., 1948. Glycogen and carbohydrate-protein complex in developing teeth of the rat. *Jour. Dental Reserch*, **27**: 681–692.

FILIPPI, D. de., 1856. Encore un mot sur la formation des Perles. *Arch.* f. *Anat., Phys.* u. *Wiss. Med.*, 490–493.

FLORKIN, M. and de P. MARCHIN, 1941. La distribution de l'anhydrase dans les tissues de *l'Anodonta. Arch. internat. Physiol.*, **51**: 130.

FREMAN, J. A. and K. M. WILBUR., 1948. Carbonic anhydrase in molluscs. *Biol. Bull.*, **94**: 55–59.

GLICK, D., 1949. Techniques of Hist-and Cyto-chemistry. Microincineration 140–146. *Interscience Pub., Inc. New York* and *London.*

GOOR van H., 1948. Carbonic anhydrase, its properties, distribution and significance for carbon dioxide transport. *Enzymologia*, **13**: 73–164.

GREGOIRE, CH., GH. DUCHATEAU et M. FLORKIN, 1955. La trame protidique des nacres et des perles. *Ann. de L'Institute Ocea.*, **XXXI**: 1–36.

GREGOIRE, CH., 1957. Topography of the organic components in mother of pearl. *The J. Biophysic and Biochem. Cytol.*, **3**: 797–808.

HAYASHI, K., 1937. On the pearl formation. *Bot. and Zool.*, **5**: 1745–1747.

———, 1398. On the pearl sac. *Bot. and Zool.*, **6**: 1761–1766.

———, 1938. Detection of calcium in molluscan mantle. *Annot. Zool. Jap.*, **17**: 389–395.

———, 1939. On the formation of pearls in the pearl sac. *Bot. and Zool.*, **7**: 389–395.

———, 1954. Detection of calcium in molluscan matles: III. Smaller freshwater bivalves in Lake Biwa, and *Anodonta iwakawai* and *Uneo margaritifera* in Hokkaido. *The Jap. Jour. Malacology*, **18**: 46–49.

HAYES, F. R., and D. PELLUET, 1947. The inorganic constitution of molluscan blood and muscle. *J. Mar. Biol. Assoc.*, **26**: 580–589.

HERDMAN, W. A., 1905. Report to the government of Ceylon on the pearl oyster-fisheries of Gulf of Manaar. *Rep. Pearl Oyster Fishe. Gulf of Mannaar.* **3**: 1–48.

———, 1905. Pearl oyster report. *Rep. Pearl oyster Fish. Gulf of Manaar*, **4**: 1–16.

HESSLING, T. von, 1858. Surles causes de la formations des pearls chez *l'Unio margaritifer. Arch. Sci. Phys. Nat.*, **4**: 376–377.

HORIGUCHI, Y., 1957. Biochemical studies on *Pteria* (*Pinctada*) *martensii* DUNKER and *Hyriopsis schlegelii* (MARTENS). III. Accumulation and disappearance of Ca–45 in various organs of *Hyriopsis Schllegilii* (MARTENS). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **22**: 747–750.

———, 1958. Biochemical studies on *Pteria* (*Pinctada*) *martensii* DUNKER and *Hyriopsis schlegelii* (MARTENS), IV. Absorption and transference of Ca–45 in *Hyriopsis schlegelii* (MARTENS). *Bull. of the Jap. Soc. of Sci. Fish.*, **23**: 710–715.

ISHIKAWA, T., 1955. Techniques of Histochemistry: *Laboratory Directions in Biology*: *2B. Nakayama Shoten,, Tokyo.* (in Japanese)

JAMESON, H. L., 1902. On the origin of Pearls. Proc. Zool. Soc. London, **1**: 114–116.

———, 1903. The formation of pearls. *Nature*, **67**: 280–282.

JODREY, L. H., 1953. Studies on shell formation. III. Measurements of calcium deposition in shell and calcium turnover in mantle tissue using the mantle-shell preparation and Ca–45. *Biol. Bull.*, **104**: 398–407.

JODREY, L. H. and K. L. WILBUR, 1955. Studies on shell formation. IV. The respiratory metabolism on the oyster mantle. *Biol. Bull.*, **108**: 346–358.

KADO, Y., 1955. Distribution of polysaccharides in mantle tissues of *Venerupsis semidecussata* (Bivalve). *J. of Sci. of the Hiroshima Univ.* s.B. Div. 1, **14**: 259–264.

———, 1954. Distribution of alkaline phosphatase in mantle tissue of bivalves. *J. of Sci. of the Hiroshima Univ.* s. B. Div. 1, **15**: 184–188.

KAWAI, K., 1954. Studies on the metabolism of the pearl oyster, *Pinctada martensii.* I. On the carbonic anhydrase. *Bull. Jap. Sci. Fisher.*, **19**: 925–928.

———, 1954. Carbonic anhydrase in pearl oyster. I. Distribution and some properties of the enzyme. *Memo. of the College of Sci., Univ. of Kyoto.* s. B, **XXI**: 39–44.

KAWAKAMI, I. K., 1952. Studies on pearl-sac formation. I. On the regeneration and transplantation of the mantle pieces in the pearl oyster. *Memo. of the Fac. of Sci., Kyusnu Univ.* s. E (Biology), **1**: 83–88.

———, 1954. Studies on pearl-sac formation. II. The effects of water temperature and freshness of transplant on pearl-sac formation. *Annont. Zool. Jap.*, **26**: 217–223.

KOBAYASHI, S., 1951a. Gradient and annual periodicity of the power of shell formation estimated from the regeneration experiment in pearl oyster. *J. Fuji Pearl Institute*, **2**: 2–6.

———, 1951b. Annual periodicity of the power of byssus secretion in pearl oyster. A simple method judging for the activity of the shellfish. *J. Fuji Pearl Institute*, **2**: 7–11.

KUCHENMEISTER, F., 1856. Übersetzung der Arbeit de FILLIPP's "Sull orignine delle pearle, del doctore F. de FILLIPPI, Professoire di zoologia nelle Regia Universitadi Torino" nebst auf eigen untersuchungen gerundaten Anmerkungen. *Arch. f. Anat. Phys. u. Wiss. Med.*

KURATA, Y., 1949. Pathological physiology of the secretory system. On the detection of enzymes. *Japan. Soc. of Path.*, **38**: 108.

MANIGAULT, P., 1939. Récherches sur le calcaire chez le Mollusques. Phosphatase et précipitation clcique histochimie de calcium. *Ann. Inst. Océanographique Paris*, **18**: 331–426.

MATSUI, Y., Y. OJIMA and T. WATANABE, 1953. The pearl sac formation in *Hyriopsis schlegelii. Bred. and Collect.*, **15**: 1–4.

MATSUI, Y., 1957. The history of pearl culture. *The Aquiculture*, **3**: 7–8.

MERRY, J., 1710. Remarques sur la moule des estanges. *Hist. Ac. R. Sci., Paris. Mem.*, 408–426.

MERDRUM, N. V. and F. J. W. ROUGHTON, 1933. Carbonic anhydrase. Its preparation and properties. *J. Physiol.*, **80**: 113–170.

MIKIMOT, K., 1896. Method of pearl formation. A spherical or semispherical nucleus is made of glass or shell before it is ground with salt. The nucleus then is inserted into a pearl oyster to be coated with nacre. *Jap. Patent Office in Tokyo*, No. 2,670.

MISE. T., 1907. Needle to insert nucleus. The point of a thin metalic tube is cut aslant and sharpened, and a nucleus is received at the end of the tube together with pieces of epithelium from the mantle. A spring needle inserted inside the tube pushed the nucleus through the connective tissue and leaves it inside the oyster. *Jap. Patent Office in Tokyo*, Pat. No. 12,590.

MÖBIUS, K., 1858. Die echten perlen. Ein Beitrage zur Luxux-Handles und Naturgeschite derselben. *Abb. Geb. Nature.* ver. *Humburg*, **4**: 1–83.

MOTOMURA, I., 1951. On the early stage of pearl formation. *J. Fuji Pearl Institute*, **2**: 1–2.

NAKAHARA, H. and A. MACHII, 1956. Studies on the histology of the pearl sac. I. Histological observations of pearl sac tissue which produce normal pearls. *Bull. Natl. Pearl Res. Lab.*, **1**: 10–13.

NISHIKAWA, T., 1954. Shinju (Pearls). p. 134. Tokyo.

NUMANOI, H., 1939. Distribution of calcium in the soft part of the fresh water bivalve, *Cristaria plicata. Jap. Jour. of Zool.*, **8**: 353–356.

OJIMA, Y., 1950. On the histological studies of mantle tissue in *Pinctada martensii*, especially on histological studies in calcium. *Oguma commemoration volume on Cytology and Genetics*, 53–59.

———, 1952. Histological studies on the mantle of pearl oyster (*Pinctada martensii* DUNKER). *Cytologia*, **17**: 134–143.

OJIMA, Y. and T. WATANABE, 1953. Studies on pearl sac in molluscs. *Ann. Studies*, **1**, *published by Kwansei Gakuin Univ.*, 57–63.

OJIMA, Y. and K. IKENAGA, 1954. Studies on the pearl-sac in molluscs. II. Distribution of alkaline phosphatase in the mantle and pearl sac of the fresh water pearl mussel, (*Hyriopsis schlegelii*)., *Zool. Mag.*, **62**: 26–29.

OKADA, Y., T. TSUJII, and N. WATANABE, 1953. Studies on the cultured pearl in Japan. *Proc. XIV International Cong. of Zool., Cophenhagen* 1953.

PLINIUS, C., 1560. The natural Histoire of C. PLINIUS Secundus. *London book* IV, ch. 35: "C. PLINIUS Naturalis Historial" D. Detlefsen recensuit 6, Berolini.

RAWITZ, B., 1888. Der Mantleland der Acephalen. Erster Teil. *Ostrea. Jenaischen Zeit. f. Nature.*, **22**: 415–456.

———, 1890. Der Mantlerand der Acephalen. 2 Teil: *Arcaces, Mytilacea, Unioncea. Jenaischen Zeit, f. Nature.*, **24**: 546–631.

REAUMUR, E., 1710. De la formation et de l'accroissement des coquilles des animaux tant terrestres qu'aquatiques. *Hist. Ac. R. Sci., Paris Mem.*, 364–400.

———, 1717. Observations sur le coquillage appelle Pinna Marine ou Nacre de Perle, a l'occasion de quel on explique la formation de Perles, a l'occasion de quel on explique la formation de Perles, *Memories de l'Academie des Science.* Paris.

ROBERTSON, J. D., 1941. The function and metabolism of calcium in the invertebrata. *Biol. Rev.*, **16**: 106–133.

ROURMAN, E. de., 1808. Traite compe de la chaux carbonate et de l'arragonte. London.

RUBBEL, A., 1911a. Über Perlen und Perlbildung bei *Margaritana margaritifera* nebst Beiträgen zur Kentnis ihrer Schalenstructure. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, **32**:

———, 1911b. Die Entstehung der Schalenregeneration bei der Flussperlmuschel. *Zool. Anz.*, **37**.

SENO, S., 1957. Personal communication.

SANDIUS, C., 1674. Extract of two letters concerning the origin of pearls. *Phil. Trans.*, **9**: 11–12.

SEUSAT, L. G., 1906. La nacre et la perle en O'ceanie Peche, Origine et mode de formation des perles. *Bull. Mus. Monaco*, **75**: 259.

———, 1906. Sur un Cestode parasite des huitre perlieres determinant la production des perle fines aux ihres Gambier. *Compt. Rend. Soc. Acd. Sci. Paris*, **42**:

SIOLI, H., 1935. Über den chemismus der reparatur von shalendefekten Bei *Helix pomatia*. *Zool. Jb.* (Physiol), **54**: 507–534.

TAKAYAMA, K. and H. NAKAHARA, 1956. Effect of scraping on the epithelial tissue of the mantle piece of pearl oyster (*Pinctada martensii*) on pearl formation. *Bull. Natl. Pearl. Res. Lab.*, **1**: 14–17.

TANAKA, T., 1931. Pearl-sac formation in the pearl oyster, *Margaritifera martensii* DUNKER. *J. Imp. Fish. Inst.*, **XXVI**: 57–62.

TANAKA, S. and H. HATANO, 1952. Biological studies on pearl-oyster "*Pinctada martensii*". IV. On the absorption and deposition of calcium in pearl oyster. *Jour. of Jap. Chem.*, **76**: 602–606.

TANAKA S., H. HATANO, R. KIYASU and Y. TAKAGI, 1953. Biological on pearl-oyster "*Princtada martensii*". III. On the amino acids in chonchiolin. *Jour. of Jap. Chem.*, **74**: 193–197.

TRUEMAN, E. R., 1942. The structure and deposition of the shell of *Tellina* tenuis. *J. Roy. Mic. Soc. Ser.* 3., **63**: 69–91.

TSUJII, T. and A. MACHII, 1953. Histochemical observation of carbonic anhydrase on shell- and pearl-formation. *Kagaku*, **23**: 148.

TSUJII, T., 1955. Histochemical studies of nucleic acids on shell-and pearl-formation. *Bull. Biograph.* Soc. *of Jap.*, **16–19**: 88–93.

TSUJII, T., D. G. SHARP and K. M. WILBUR, 1958. Studies on shell formation. VII. The submicroscopic structure of the shell of the oyster *Crassostrea virginica*. *The J. of Biophysic and Biochem. Cytol.*, **4**: 275–280.

VILLEPOIX, M. de, 1893. Recherches sur la formation de l'accroissement de la Coquille des Mollusques. *J. Anat., Paris*, **28**: 582–674.

WADA, K., 1958. Electron-microscopic observations on the shell structures of pearl oyster (*Pinctada martensii*). III. On the laminary structure of shell. *Bull. Natl. Pearl Res. Lab.*, **2**: 86–93.

WAELE, A. de, 1930. "Le sang *d'Anodonta cygnea* et la formation de la coquille". *Mém. Acad. R. Belg. Cl. Ser.* 11, **10**: 1–52.

WAGGE, L. E. and T. MITTLER, 1953. Shell regeneration in some British molluscs. *Nature*. **171**: 528–529.

WATABE, N., G. YOSHII, and Y. OKADA, 1957. Studies on shell formation in young pearl oyster, *Pinctada martensii* DUNKER, using Ca–45 comparison of the uptake of Ca–45 from sea water and food. *Bull. Jap. Soc. Scie. Fish.*, **23**: 139–143.

WILBUR, K. M. and N. G. ANDERSON, 1950. Carbonic anhydrase and growth in the oyster and busycon. *Biol. Bull.*, **98**: 19–24.

WILBUR, K. M. and L. H. JODREY, 1952. Studies on shell formation. I. Measurements of shell formation using Ca–45. *Biol. Bull.*, **103**: 269–276.

WILBUR, K. M. and L. H. JODREY, 1955. Studies on shell formation. V. The inhibition of shell formation by cabonic anhydrase inhibitors. *Biol. Bull.*, **108**: 359–365.

ZAWARZIN, A., 1926. Beitrage zur vergleichenden Histologie des Blutes and des Bindgewebes, 4. Über entzundliche Neubildung von Bindegewebe bei der Teichmuschel (*Anodonta anatina*). *Zeitschr. Mikro-Anat. Forsch.*, **6**: 508–625.

PLATES I—XIII

Explanation of Plate I

Fig. 1. Photomicrograph of a transverse section of the mantle of *Pteria* (*Pinctada*) *martensii* DUNKER. Fixed in 90% alcohol and stained by haematoxylin-eosin. ×46.

1A Same, showing strongly basophile cylinder epithelium on the shell fold. ×208.

1B Epithelium of the pallial zone. ×208.

1C & 1D
Epithelial cells on the inner surface of mantle. ×208.



1

Explanation of Plate II

Fig. 2. Microincinerated mantle of pearl oyster. Calcium is more abundant in the epithelial cells on the outer surface of mantle than in those on the inner surface. Fixed in 90% alcohol. ×61.


2

Explanation of Plate III

Fig. 3. Pearl sac which does not form a pearl on account of the death of graft tissue. Inserted nucleus is surrounded only by wandering cells. Fixed in 10% formalin and stained in haematoxylin-eosin. ×384.

Fig. 4. Photomicrograph of pearl layer, prismatic layer and pearl sac. The epithelium of pearl sac shows metachromasia, the pearl layer stains in dark blue, showing a slightly metachromasia, and the prismatic layer stains in pale green. Fixed in 10% formalin and stained 0.1% toluidin blue. ×384.

Fig. 5. Prismatic layer and pearl sac. Fixed in 10% formalin, stained in haematoxylin-eosin without decalcification. ×1,000.

Fig. 6. Nucleus and layers of seed pearl. Fixed in 10% formalin and stained in haematoxylin. ×86.4.

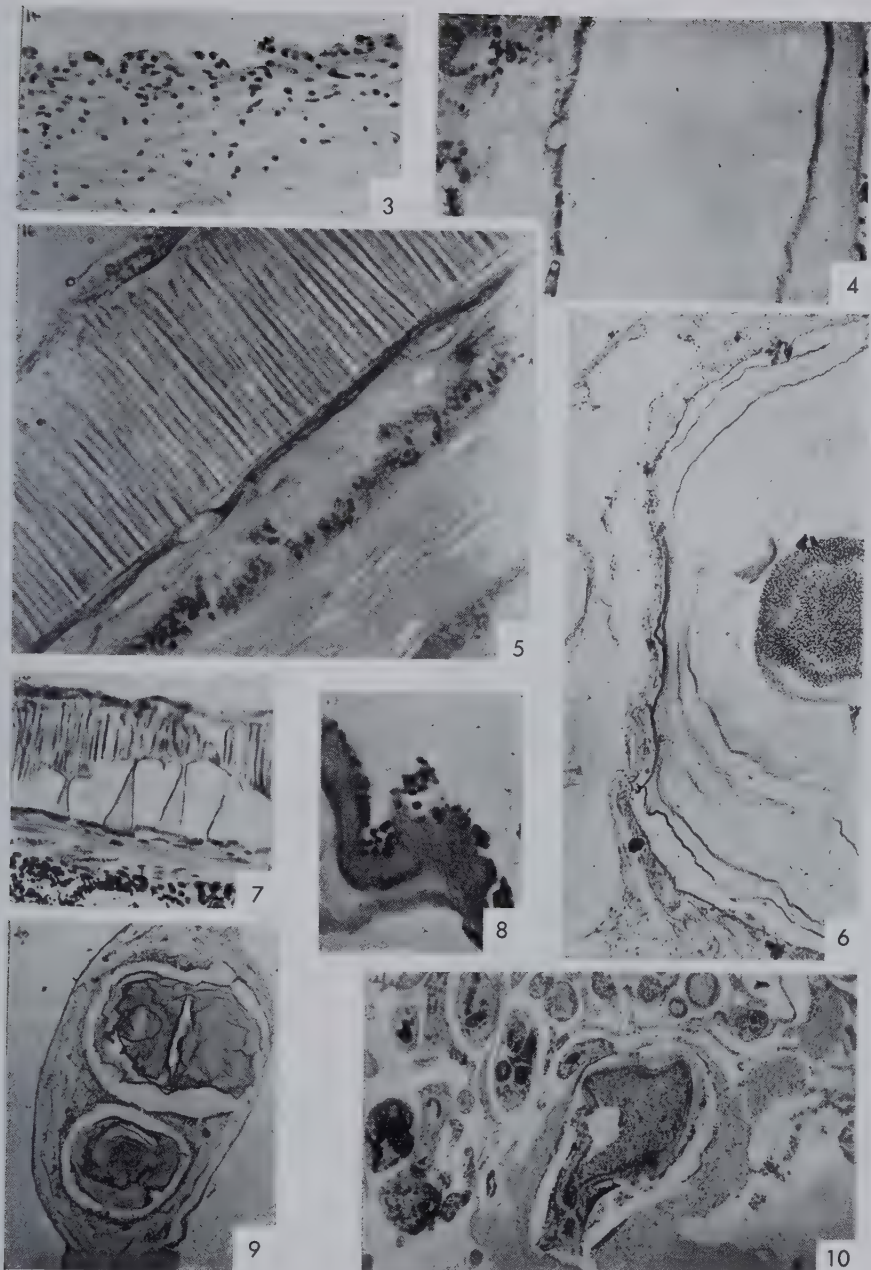
Fig. 7. Abnormal secretion of prismatic layer. Fixed in 10% formalin, stained in haematoxylin-eosin without decalcification. ×384.

Fig. 8. Necrosed cells deposited on the surface of inserted nucleus. Fixed in 10% formalin, decalcified in 5% trichloroacetic acid, and stained in haematoxylin-eosin. ×864.

Fig. 9. Photomicrograph of seed pearls formed in the mantle of pearl oyster. ×45.

Fig. 10. Photomicrograph of seed pearl formed by the insertion of graft tissue, showing the accumulation of a large number of degenerated cells in the center of the nucleus about which organic layer are secreted. Fixed one month after the insertion of nucleus, stained in haematoxylin-eosin without decalcification.

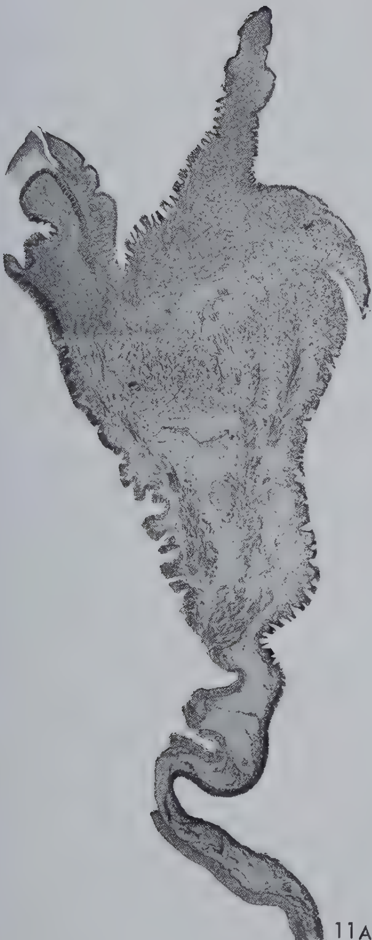
Plate III



Explanation of Plate IV

Fig. 11A. Photomicrograph of a transverse section of the mantle of *Venerupsis* sp.. Fixed in 90% alcohol and stained by haematoxylin-eosin. ×47.7.

B. Microincinerated mantle same as illustrated in Fig. 11A, showing calcium granules which are more abundant in the epithelial cells than in the sub-epithelial tissue. On the pallial zone, they are far larger in number in the epithelial cells on the shell surface than in those on the inner surface. In the central area, they are also more numerous on the inner surface than on the outer surface. ×47.7.



11A



11B

Explanation of Plate V

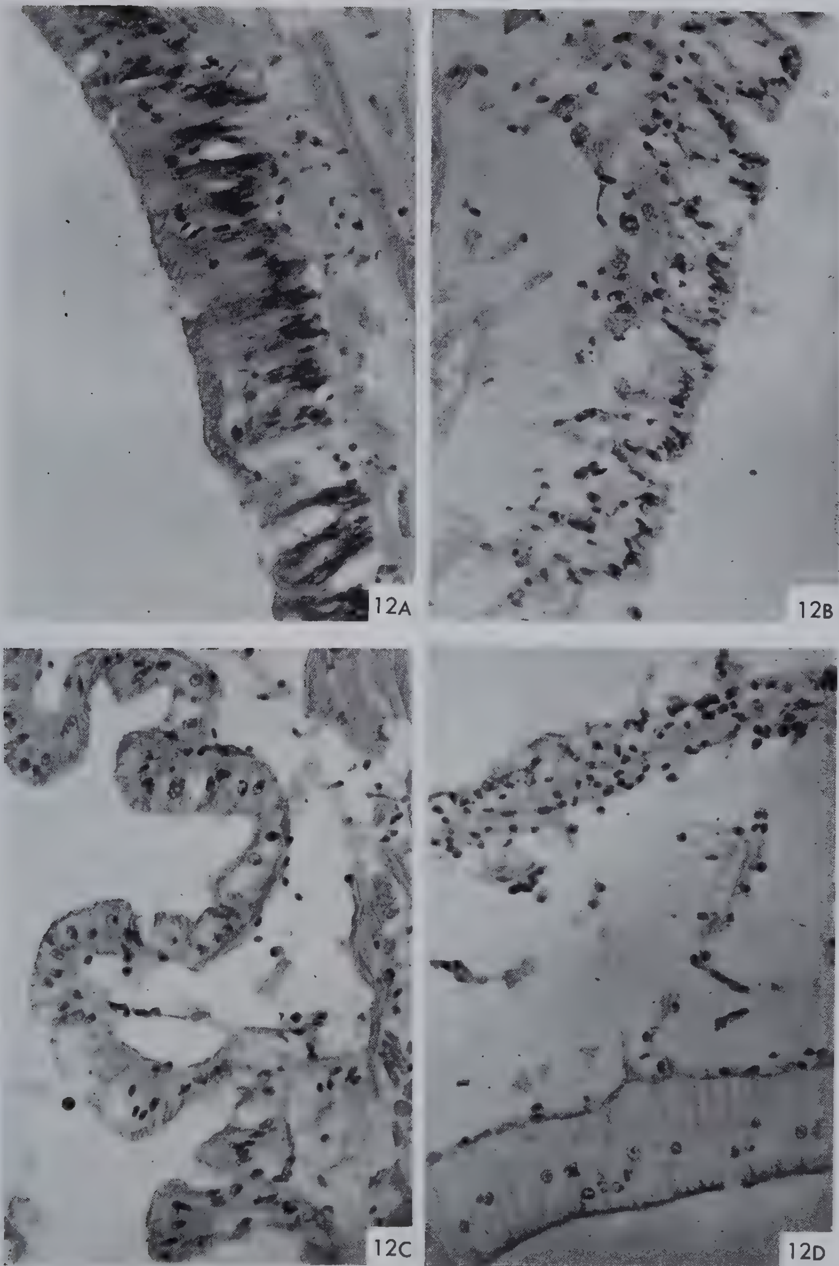
Fig. 12. Epithelial cells of the outer and inner surfaces of three zones of the mantle shown in Plate VI Fig. 11A, in higher magnification. Fixed in 10% formalin and stained in haematoxylin-eosin. ×384.

A. Epithelial cells on the outer surface of shell fold. They have eosinophile cytoplasm containing a larger quantity of basophilic substance originating from the nucleus. Many vacuole-like spaces are observed in their interstices.

B. Epithelial cells without basophile substance on the inner surface of pallial zone.

C. Epithelial cells with basophile cytoplasm and nucleus containing distinct nucleoli on the shell surface of pallial zone.

D. Epithelial cells on the shell surface and the inner surface of central zone. Those of shell surface situate in the lower part of the figure and are much larger in size than those on pallial zone and cylindrical in shape. The upper of figure is occupied by the epithelium of the inner surface, the cells of which are quite different from the above named in their size and form.


12A
12B
12C
12D

Explanation of Plate VI

Fig. 13A. Photomicrograph of a transverse section of the mantle of *Meretrix meretrix lusoria* (GEMELIN). ×35.

B. Microincinerated mantle same as shown in Fig. 13A. ×35.



13A



13B

Explanation of Plate VII

Fig. 14. Photomicrograph of a transverse section of mantle of *Corbicula japonica* PRIME. Fixed in 90% alcohol and stained in haematoxylin-eosin. ×42.-

Fig. 15A and 16A.
Higher magnification of the discoidal epithelial cells on the inner surface of the marginal zone shown in Fig. 14. ×345.5.

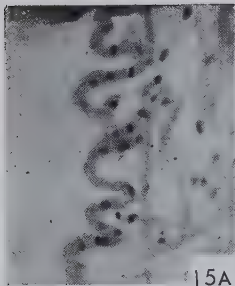
Fig. 15B and 16B.
Higher magnification of the cylindrical, basophile epithelial cells on the shell surface of the marginal zone shown in Fig. 14. ×345.5.

Fig. 17. Same of pallial zone. Epithelium on the right side corresponds to shell surface and that on the left side to inner surface. ×345.5.

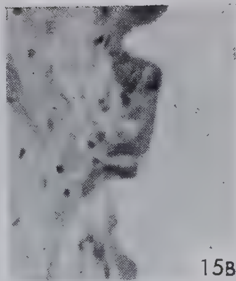
Fig. 18. Same of central zone. Right side corresponds to shell surface and left side to inner surface. Note the difference of the two surfaces in size and form of their composing cells. ×345.5.



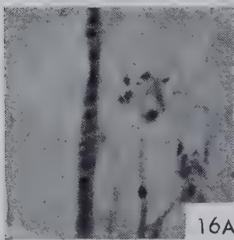
14



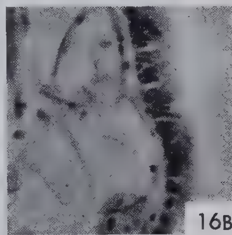
15A



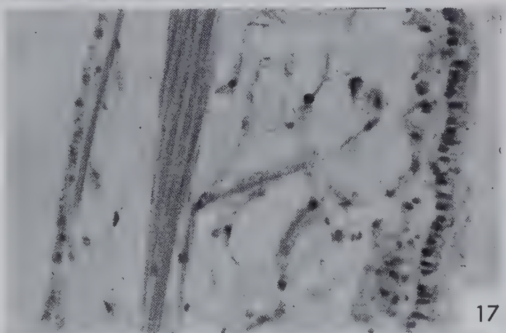
15B



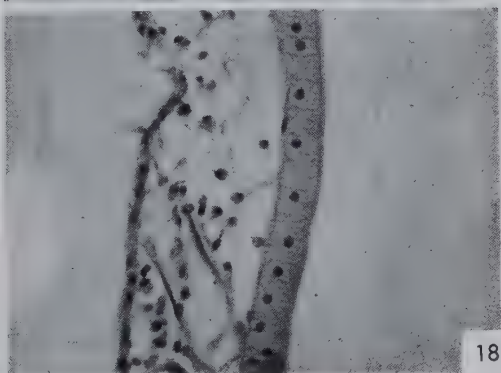
16A



16B



17



18

Explanation of Plate VIII

Fig. 19. Microincinerated mantle same as shown in Plate VII Fig. 14. ×42.

Fig. 20. Same, showing marginal zone, further enlarged. Calcium granules are found in larger number in the epithelial cells on the shell surface than in those on the inner surface. ×345.5.

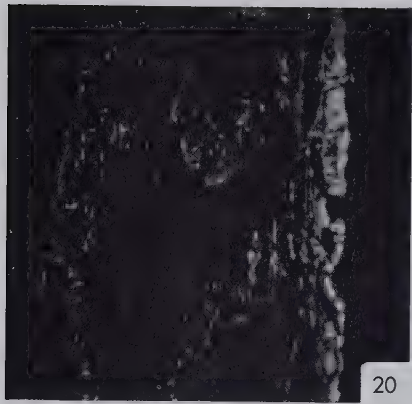
Fig. 21. Pallial zone of the mantle shown in Fig. 19 in higher magnification. There is no appreciable difference between the epithelial cell of inner surface and that of shell surface of mantle with respect to the amount of calcium contained in them. ×345.5.

Fig. 22. The central zone of the mantle shown in Fig. 19A in higher magnification. Epithelial cells on outer surface contain near their free ends a larger quantity of calcium granules than those on the inner surface of mantle do. ×345.5.

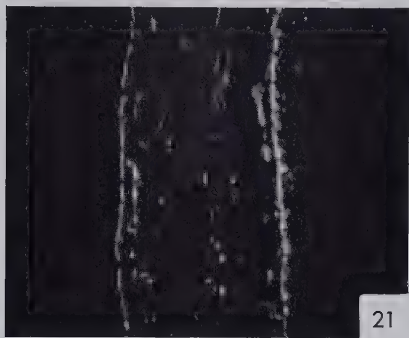
Plate VIII



19



20



21

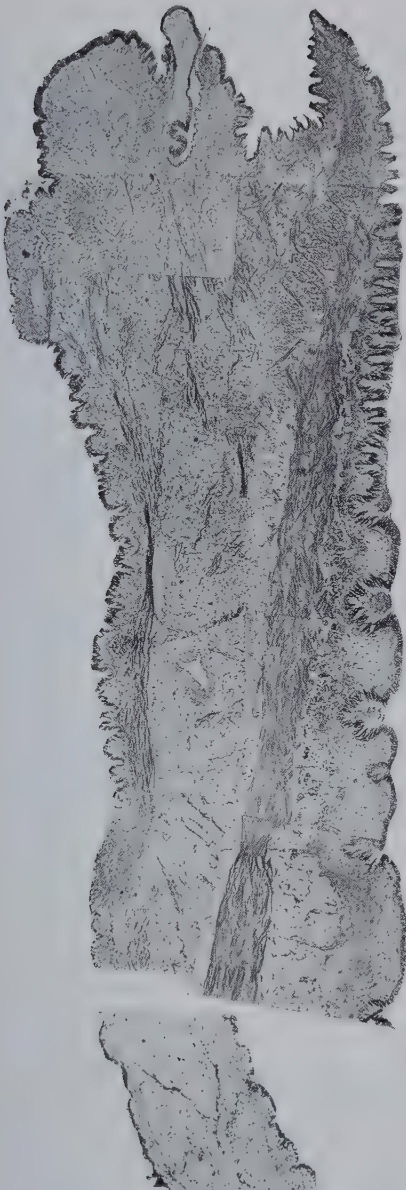


22

Explanation of Plate IX

Fig. 23A. Mantle of *Hyriopsis schlegelii* (MARTENS). Fixed in 90% alcohol and stained by haematoxylin-eosin. ×49.5.

B. Same, microincinerated. Subepithelial region of the inner surface of mantle is crowded with numberless fragments of calcium and the epithelium of the outer surface contains only finer granules. ×49.6.



23A



23B

Explanation of Plate X

Fig. 24. Microphotograph of the epithelium of shell surface of shell fold in *Anodonta* sp.. The cytoplasm of the epithelial cells contains a conglomeration of filamentous basophile substance and filamentous mitochondria, their cylindrical nucleus lying in the center. Fixed in REGAUD's fiuid and stained in ion-haematoxylin. ×384.

Fig. 25A. The epithelial cells on the shell surface of central area. They possess round nuclei near their free edge and are almost lacking in basophile substances in their cytoplasm. ×384.

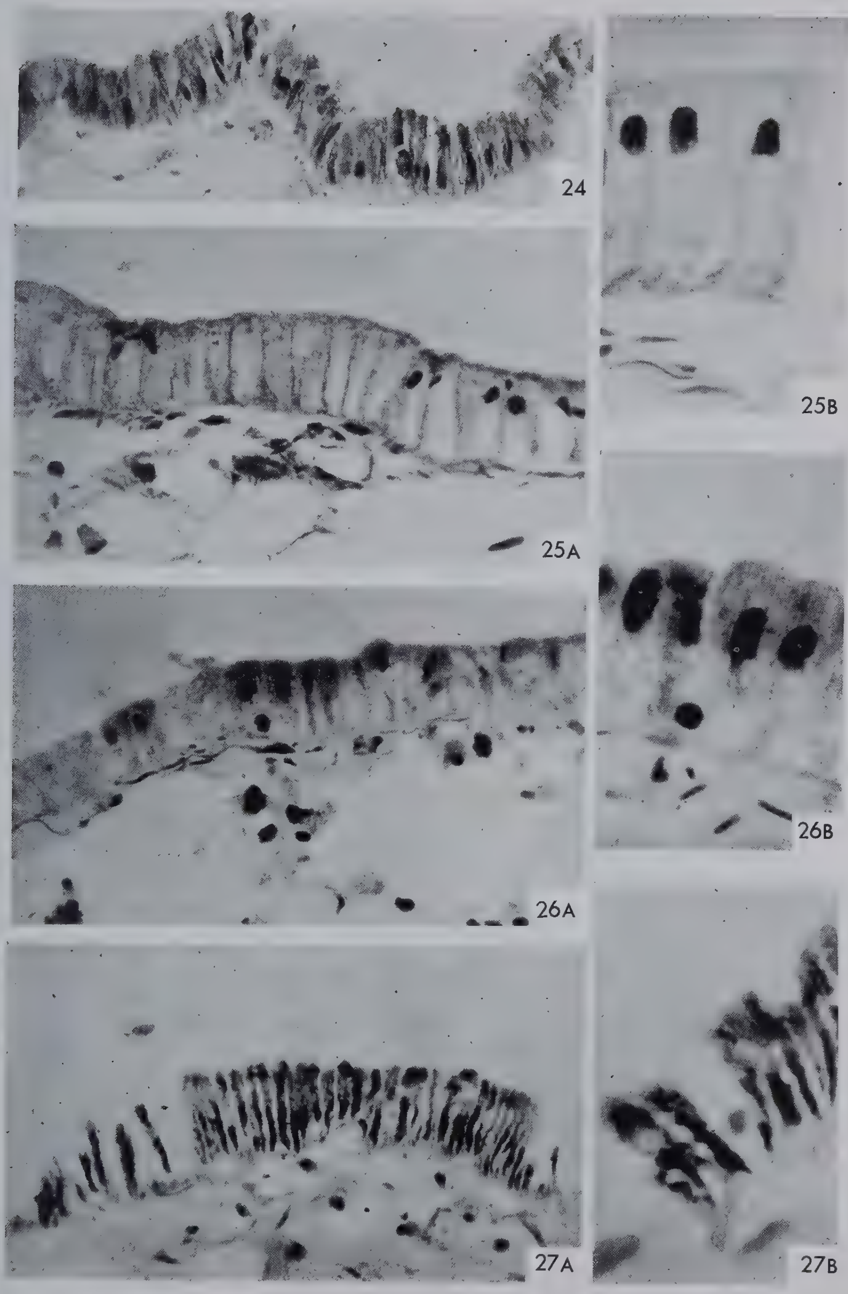
B. Same in higher magnification showing fine filamentous mitochondria in cytoplasm. ×864.

Figs. 26A and B.

Epithelial cells of pearl sac, five days after the cutting off the shell. Some part of the mitochondria near the free end of the cell granular in shape. Fixed in REGAUD's fluid and stained in ion-haematoxylin.
26A ×384; 26B ×864.

Figs. 27A and B.

Epithelial cells grown into a slender cylindrical shape, 20 days after cutting off the shell. They contain a rod-like nucleus is about in the middle and the abundance of entangled mitochondria everywhere in their cytoplasm, showing a close resemblance to the epithelium shown in Fig. 24 in their appearance. 27A ×384; 27B ×864.


24
25A
25B
26A
26B
27A
27B

Explanation of Plate XI

Fig. 28. Metacoromatic unicellular glands by toluidin blue staining distributing in the subepithelial area of the inner mantle surface. ×86.4.

Fig. 29. Unicellular glands deeply stained in blue by toluidin blue of pH 9.5. ×86.4.

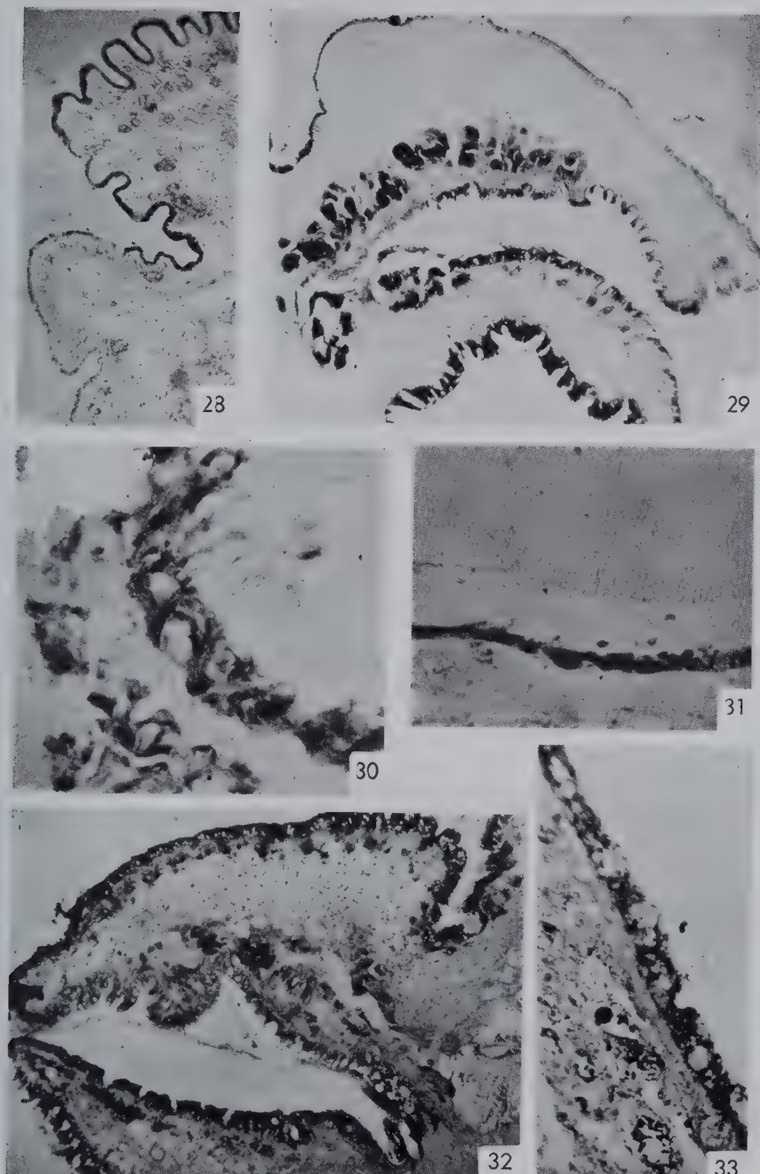
Fig. 30. Higher magnification of the unicellular glands shown in Fig. 28. ×350.

Fig. 31. Epithelial cells of pearl sac deeply stained in blue by toluidin blue. They are in the course of prismatic layer. ×86.4.

Fig. 32. Epithelial cells and unicellular glands in the mantle of pearl oyster, both positive to the PAS reaction. Fixed in picric acid saturated in absolute alcohol and treated with PAS reaction. ×86.4.

Fig. 33. Epithelial cells of pearl sac positive to PAS reaction. Fixation and staining as in the material shown in Fig. 32. ×864.

Plate XI



Explanation of Plate XII

Fig. 34A. Higher magnification of the RNA in the epithelial cells on the shell fold on the marginal zone shown in Text–Fig. 17. Taken picture through green filter. ×2250. 34B Taken picture through red filter.

Figs. 35A and B.
Epithelial cells of pearl sac, showing FEULGEN reaction of their nuclei. Fxed in 10% formalin and treated by FEULGEN reaction. ×2,000.

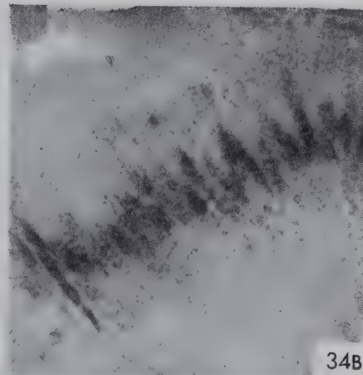
A. Nuclei of same one after insertion.

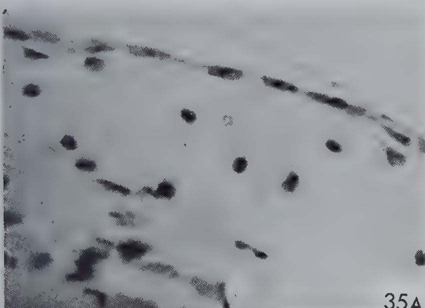
B. Same, from the material obtained in winter.

Fig. 36. Epithelial cells of pearl sac, showing the distribution of RNA. Fixed in 10% formalin and stained in pyronin-methylgreen. ×2,250.

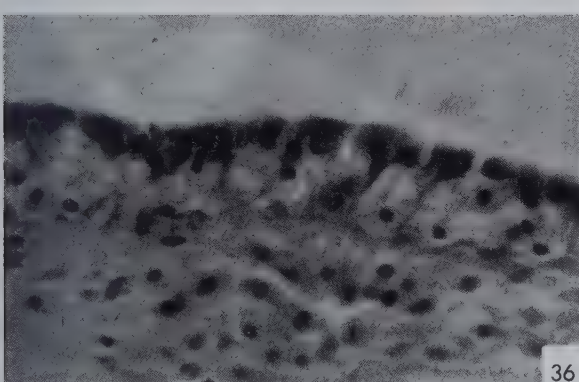
Fig. 37. Photomicrograph of the artificial seed pearl, fixed in 10% formalin, sectioned without decalcification and stained in pyronin-methylgreen. Degenerated nucleus in the center of the pearl stain in red and organic layers in similar color. ×48.

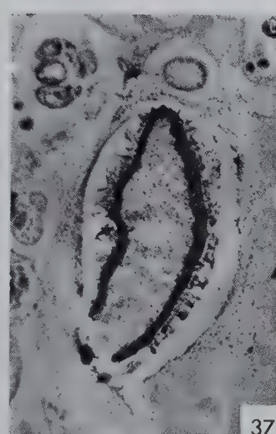

34A


34B


35A


35B


36


37

Explanation of Plate XIII

Fig. 38. Normal pearl sac. Fixed in 90% alcohol and stained in haematoxylin-eosin. ×86.4.

Fig. 39. Abnormal pearl sac, fixed and stained in similar way.

A. Epithelial cells much slenderer and taller than those shown in Fig. 38. ×86.4.

B. Higher magnification of same. ×364.

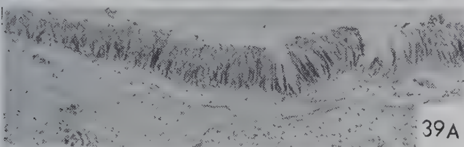
Fig. 40. Photomicrograph of the epithelial cells of an abnormal pearl sac. ×364.

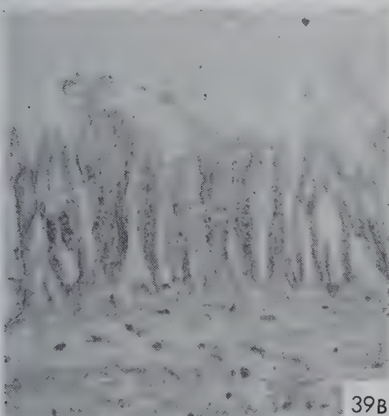
Fig. 41. Inflamed pearl sac, showing numerous wandering cells in intercellular space. ×364.

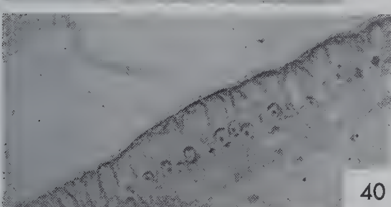
Figs. 42 and 43.

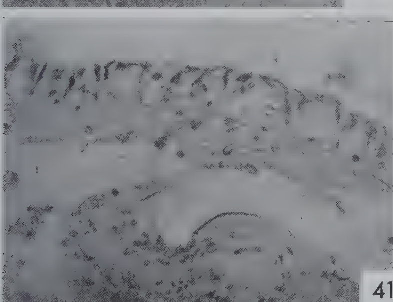
Microphotograph of the organic layer of an abnormal pearl (organic layer pearl), fixed in 90% alcohol, decalcified and stained in haematoxylin-eosin. ×364.

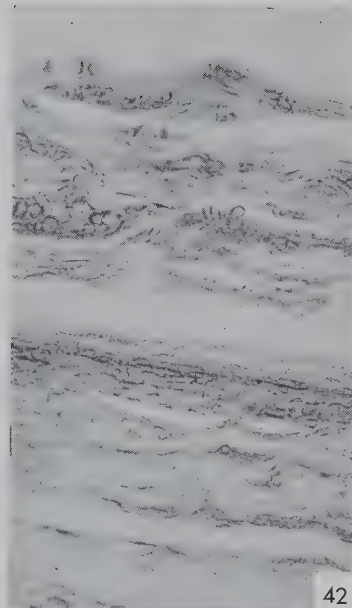

38

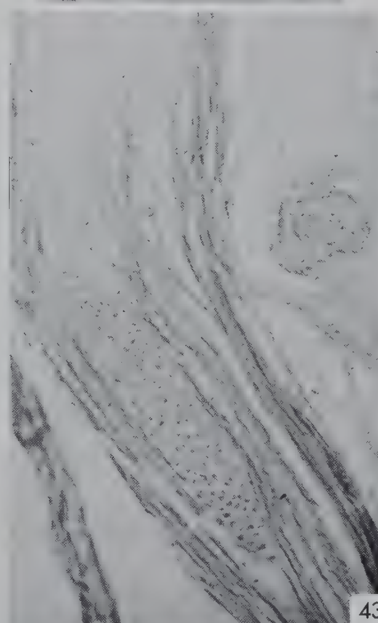

39A


39B


40


41


42


43

Journal of Faculty of Fisheries,
Prefectural University of Mie,
Vol. 5, No 2, December 15, 1961.

水稲のデンプン集成機構に関する研究[1)]

III. 水稲ホスホリラーゼに関する研究

3. その精製およびデンプンの合成について（続報）

浜　田　　巌

Studies on the Mechanisms of Starch Accumulation of Rice Plant

III. Studies on Rice Plant Phosphorylase

3. On the Purification and the Synthesis of Starch (continued)

Iwao HAMADA

緒　　言

前報（浜田　1959）において登熟期の水稲種実からのホスホリラーゼの抽出および精製について報告したが，精製標品によるデンプンの合成を行なったところ，合成されたデンプンのヨード反応は紫色を示すにとどまった。その原因として酵素標品中にアミラーゼやQ-酵素が混在することが推定されたので，さらに精製について検討を加えた結果，ヨード反応青色のデンプン（アミロース）の合成を触媒する酵素標品を得たので，ここに報告する次第である。

実験および結果

ホスホリラーゼ標品中のアミラーゼおよびQ-酵素の混在

前報のホスホリラーゼ標品中に混在するアミラーゼ活性は，緩衝液 2ml に1.5%可溶性デンプン溶液 8ml を加え，酵素希釈液（ホスホリラーゼとしての活性 3.5unit/ml）2ml を混合して37°C で反応させ，生成した還元糖を SOMOGYI (1945) の方法で定量した。緩衝液は水稲アミラーゼの至適 pH は 4 といわれているので（相見・村上・藤巻　1956），0.2mol/l 酢酸緩衝液（pH 4.0）を使用した。結果は Table 1 に示すように，反応時間の経過につれて還元糖が増加し，アミラーゼ作用が認められた。

Q-酵素活性は，緩衝液 3 ml に酵素希釈液（ホスホリラーゼとしての活性3.5 unit/ml）2 ml を加え，0.3%アミロース溶液5ml を混合して 30°C で反応させ，反応液 1ml に 2mg I_2

1)　この論文のI～II報は水稲ホスホリラーゼに関する研究1～2報として，日本化学雑誌 第80巻 180——185頁に発表した。

Table 1. Amylase action.

Reaction time (min.)	10	30	60	120	180
Maltose (mg/m*l*)	0.22	0.59	1.24	2.49	3.75

-20mg KI/m*l* 溶液 1m*l* を加え，水を加えて 25m*l* として 660mμ で比色し，青色度減少率を求めた。緩衝液は pH 7.2 でアミラーゼの影響が防がれ，水稲Q-酵素の至適 pH は 7.2～7.6といわれているので（相見・村上 1958），0.2 mol/*l* トリス緩衝液（pH 7.4）を使用した。基質に用いたアミロースは米デンプンから Schoch (1942) のブタノール法を応用して分離した。結果は Table 2 に示すように，反応時間の経過するにつれて青色度が減少し，Q-酵素作用が認められた。

Table 2. Q-enzyme action.

Reaction time (min.)	10	30	60	120	180
Decrease in blue value (%)	8	22	35	53	62

ホスホリラーゼの精製

以上の結果からこのホスホリラーゼ標品にはアミラーゼやQ-酵素が混在することが考えられるので，この酵素標品 (11.2unit/m*l*, 2.5mg N/m*l*, 比活性 4.45 unit/mgN) 17m*l* を硫酸アンモニウムで3分画に分け，それぞれの画分についてホスホリラーゼ活性および合成されたデンプンのヨード呈色を調べた。結果は Table 3 に示すように，比重 1.110～1.120 の分画は比活性が低く，合成されたデンプンのヨード反応も紫色で，アミラーゼや Q-酵素が混在することが考えられる（倉沢・伊賀上・早川 1959）。比重1.120以上の分画ではヨード反応青色のデンプンが合成され，比活性も高かった。

Table 3. Fractionation of rice plant phosphorylase.
FP : faint purple, P : purple, DP : deep purple, RP : red purple,
FB : faint blue, B : blue, DB : deep blue.

$(NH_4)_2SO_4$ fraction (s.g.)	Enzyme solution				Reaction time (min.) and iodine reaction of synthesized starch						
	m*l*	unit/m*l*	mgN/m*l*	Specific activity	5	10	20	30	60	90	120
1.110～1.120	5.7	10.7	4.52	2.37	FP	P	DP	DP	P	RP	RP
1.120～1.130	4.8	11.4	1.68	6.77	FB	B	DB	DB	DB	DB	DB
1.130～1.140	3.7	11.0	2.30	4.78	FB	B	DB	DB	DB	DB	DB

以上の結果から水稲ホスホリラーゼの精製には，比重1.120～1.140の硫安分画をとるのがよいと考えられるので，水稲農林51号種登熟期の種実8.7kg を用い，前報に準じて Table 4 に示すように5回硫安分画を行い，比活性5.90の酵素標品を得た。

Table 4. Purification of rice plant phosphorylase.

$(NH_4)_2SO_4$ fractionation (s.g.)	Enzyme solution ml	unit/ml	mgN/ml	Specific activity (unit/mgN)
1. ～1.150	2915	0.8	6.87	0.12
2. 1.110～1.150	355	4.3	2.32	1.84
3. 1.115～1.145	145	8.5	2.25	3.78
4. 1.118～1.142	73	11.1	2.19	5.06
5. 1.120～1.140	37	12.6	2.14	5.90

生成デンプンと反応時間との関係

この酵素標品の 3.5unit/ml 溶液 1ml を，0.2mol/l G-1-P 溶液 1ml, 0.5mol/l クエン酸緩衝液 (pH 6.5) 0.5ml, 水 1ml を混合した溶液に加えて 37°C でデンプンの合成を行わしめた。合成されたデンプンのヨード反応による呈色は，Beckman 光度計で測定した吸収スペクトルの最大吸収の波長で示した。デンプンの生成量は PUCHER, LEAVENWORTH and VICKERY (1948) の方法に従って，塩化ナトリウムの共存下でヨード溶液の添加によって沈澱するものを塩酸で加水分解し，生じたグルコースを SOMOGYI (1945) の方法で測定した。遊離リン酸量は FISKE and SUBBAROW (1925) の方法で定量した。

Table 5. Synthesis of starch.
FP: faint purple, B: blue, DB: deep blue.

	Reaction time (min.)	10	20	30	40	60	90
ip	μmol/ml	7.1	13.7	20.2	25.3	32.0	36.4
	For added G-1-P (%)	12.4	24.1	35.5	44.3	56.1	63.8
Starch	μmol/ml (as glucose)	7.4	13.6	21.4	24.2	30.3	33.8
	Maximum absorption of iodine reaction (mμ)	580 FP	600 B	600 DB	600 DB	600 DB	600 DB

結果は Table 5 に示すように，反応時間の経過につれてヨード反応青色（最大吸収波長 600 mμ）のデンプン（アミロース）が合成され，また遊離リン酸量と合成デンプン量との間にはほぼ当量関係が認められた。このことは G-1-P がほとんど定量的にアミロースの合成に利用されたことを意味すると考えられ，登熟期の水稲種実中に G-1-P からのアミロースの生成を触媒する酵素が存在することを確認できた。

考　察

筋肉ホスホリラーゼ (CORI, SCHMIDT and CORI 1939; CORI and CORI 1940; HASSID, CORI and MCCREADY 1943) やばれいしょホスホリラーゼ (BOURNE and PEAT 1945; GREEN and STUMPF 1942; HANES 1940; HASSID and MCCREADY 1941; HAWORTH, HEATH and PEAT 1942; HIDY and DAY 1945; 井上・小野寺・木咲 1949) の触媒作用によって G-1-P からアミロースが生成するといわれているが，水稲においても登熟期の種実中にこの反応を触媒す

る酵素が含まれる。この酵素の作用によって G-1-P からアミロースが生成することは上記の酵素標品での実験によって示された。したがって水稲においてもホスホリラーゼが存在し，種実デンプンの集成にこの酵素が重要な役割を果たしていると考えられる。

文　　献

相見霊三・村上　高・藤巻和子，1956. 日作物紀，**25** : 124.
相見霊三・村上　高，1958. 日作物紀，**26** : 245.
Bourne, E. J. and S. Peat, 1945. J. Chem. Soc., 877.
Cori, C. F., G. Schmidt and G. T. Cori, 1939. Science, **89** : 464.
Cori, G. T. and C. F. Cori, 1940. J. Biol. Chem., **135** : 733.
Fiske, C. H. and Y. Subbarow, 1925. J. Biol. Chem., **66** : 375.
Green, D. E. and P. K. Stumpf, 1942. J. Biol. Chem., **142** : 355.
浜田　巌，1959. 日化，**80** : 182.
Hanes, C. S., 1940. Proc. Roy. Soc., B **129** : 174.
Hassid, W. Z. and R. M. McCready, 1941. J. Am. Chem. Soc., **63** : 2171.
Hassid, W. Z., G. T. Cori and R. M. McCready, 1943. J. Biol. Chem., **148** : 89.
Haworth, W. N., R. L. Heath and S. Peat, 1942. J. Chem. Soc., 55.
Hidy, P. H. and H. G. Day, 1945. J. Biol. Chem., **160** : 273.
井上吉之・小野寺幸之進・木咲　弘，1949. 化研講演集，**18** : 39.
倉沢文夫・伊賀上郁夫・早川利郎，1959. 農化，**33** : 428.
Pucher, G. W., C. S. Leavenworth and H. B. Vickery, 1948. Anal. Chem., **20** : 850.
Schoch, T. J., 1942. J. Am. Chem. Soc., **64** : 2957.
Somogyi, M., 1945. J. Biol. Cem., **160** : 61.

Résumé

The enzyme preparation reported in previous paper was contaminated with amylase and Q-enzyme. Its purification was repeated, and using the purified preparation the synthesis of starch was investigated.

1. The enzyme was purified by fractionations with ammonium sulphate and the fraction of s. g. 1. 120～1. 140 was collected. The purified preparation obtained showed the specific activity of 5. 90 units/mgN.

2. Starch (amylose) was synthesized by the enzyme action of this preparation, and an equivalent relationship was observed between the amount of free phosphate and the amount of starch synthesized.

Journal of Faculty of Fisheries,
Prefectural University of Mie,
Vol. 5, No 2, December 15, 1961.

水稲のデンプン集成機構に関する研究

IV. 水稲のホスホリラーゼ，Q–酵素，アミラーゼ活性とデンプンおよびアミロース含量の季節的変化について

浜　田　　巌

Studies on the Mechanisms of Starch Accumulation of Rice Plant

IV. Studies on the Seasonal Changes in Activities of Phosphorylase, Q–enzyme and Amylase and in Contents of Starch and Amylose in Rice Plant

Iwao Hamada

緒　　言

ホスホリラーゼはグルコース–1–リン酸からのアミロースの合成を触媒する酵素であり，Q–酵素はアミロースのアミロペクチンへの変化を触媒する酵素であることが知られている。またアミラーゼはデンプンの加水分解を触媒する酵素であるが，生体においてこれらの酵素の協働下にどのようにデンプンが合成され，変化するかは興味あることである。水稲においてもこれらの酵素がデンプンの合成，変化に関与していることが考えられるが，登熟期間の短い早生種が登熟期間の長い晩生種とほとんど同量のデンプンを集成し，またウルチ種ではデンプン中に約20%のアミロースが含まれているのに対して，モチ種にはほとんどアミロースが含まれていない。これらの異同が上述の酵素の活性とどのような関係があるかを調べ，デンプン集成機構の一端を明らかにする目的で以下の実験を行なった。

実験および結果

試　料

三重大学農学部圃場で1959年に栽培された次の品種を使用した。

タカネ錦（ウルチ，早生，開花7月23日，収穫8月29日）

祝モチ（モチ，晩生，開花9月7日，収穫11月4日）

農林51号（ウルチ，晩生，開花9月9日，収穫11月5日）

ホスホリラーゼ

酵素液の調製方法は既報（浜田 1959）に従って，種実抽出液の35g/dl 硫安沈澱を水に溶解，遠沈上清を使用した。酵素活性の測定は中村・山崎・丸尾（1951）の方法に従って，グルコース–1–リン酸からアミロースが合成される際に遊離するリン酸を Fiske and Subba-

ROW (1925) の方法で定量し，種実1粒あたりの遊離無機リン量を求めた。

結果は Fig. 1 に示すように，いずれの品種も開花後15日前後を極大として急激な活性の増減を示した。

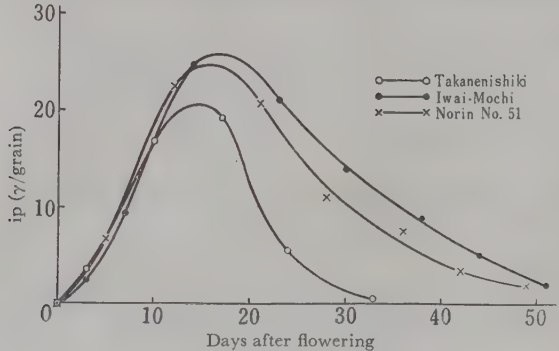


Fig. 1. Phosphorylase activity.

Q-酵素

酵素液の調製方法はホスホリラーゼの場合と同様であるが，アミラーゼが混在すると下記の測定においてアミロースを加水分解して Q-酵素活性の測定に障害を与える。しかし水稲アミラーゼの硫安画分は 18～25g/dl であるのに対し，Q-酵素は 18g/dl 以下で沈澱するといわれているので（倉沢・伊賀上・早川 1959)，できるだけアミラーゼの混入を避けるためにQ 酵素を硫安濃度 20g/dl で沈澱させて水に溶解，遠沈上清を使用した。酵素活性の測定は，水稲Q 酵素の至適 pH は6.6～6.8（倉沢・伊賀上・早川 1959）または7.2～7.6（相見・村上 1958）といわれているが，アミラーゼの影響を防ぐために pH 7.4 で測定した。すなわち，0.2mol/l トリス緩衝液 (pH 7.4) 4ml に酵素溶液 1ml を加え，2.6mg/ml アミロース溶液 5ml を混合して 30°C で10分間反応させ，反応液 1ml をとって 2mgI_2 20mgKI/ml 溶液 1ml を加え，水を加えて 25ml として 660mμ で比色し，青色度減少率を求めた。基質に用いたアミロースは米デンプンから SCHOCH (1942) のブタノール法を応用して分離

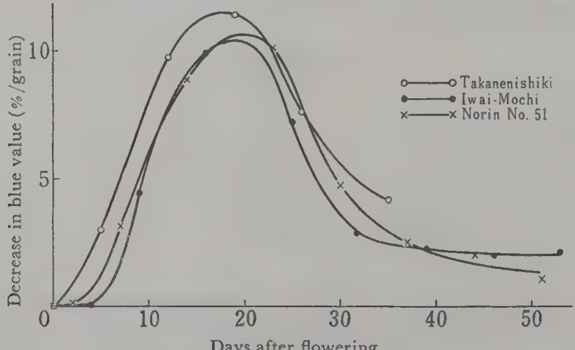


Fig. 2. Q-enzyme activity.

し，その 260mg に 1N-NaOH 溶液 8ml を加えて1夜氷室にたもって溶解，塩酸で中和，水を加えて 100ml として使用した。なおこの反応液において念のためアミラーゼ作用をも同時に測定したが，その作用は認められなかった。

結果は Fig. 2 に示すように，いずれの品種もほとんど同じ活性変化を示し，またホスホリラーゼ活性の変化ともほぼ一致するが，Q-酵素活性の出現および極大はホスホリラーゼ活性のそれに比べてやや遅れることが認められた。

アミラーゼ

酵素液の調製方法はホスホリラーゼの場合と同様であるが，水稲アミラーゼの硫安画分は 18～25g/dl といわれているので（倉沢・伊賀上・早川 1959），硫安濃度 25g/dl でアミラーゼを沈澱させ，水に溶解，遠沈上清を使用した。酵素活性の測定は，水稲アミラーゼの至適 pH は4.8～5.0といわれているので（倉沢・伊賀上・早川 1959），0.2mol/l 酢酸緩衝液 (pH 4.8) 2ml に1.5%可溶性デンプン溶液 8ml を加え，酵素溶液 2ml を混合して 37°C で30分間反応させ，5ml をとって還元力を Somogyi (1945) の方法で測定し，反応10分間に生じた還元力をマルトースとして表わした。

結果は Fig. 3 に示すように，アミラーゼ活性はホスホリラーゼや Q-酵素活性よりもかなり遅れて出現し，開花後25日頃まで増大したのち，たいした変化なしに収穫期に至る。祝モチと農林51号とはほとんど同じ活性変化を示すが，タカネ錦では両者に比べて活性が高かった。

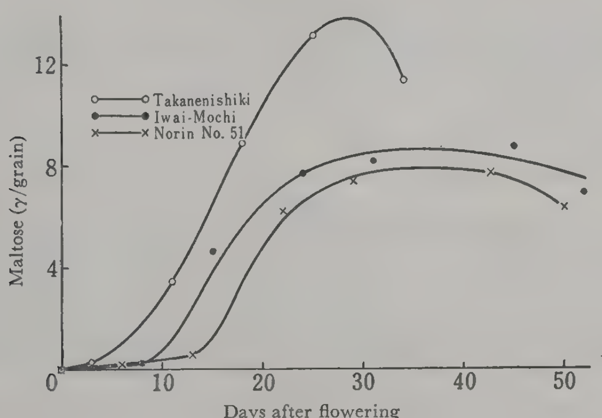


Fig. 3.　Amylase activity.

デンプン

デンプンの抽出，定量は McCready, Guggolz, Silviera and Owens (1950) の方法に準じて，過塩素酸で抽出し，アンスロン法により 620mμ で比色定量した。試料は7日目ごとに採取し，種実1粒あたりの7日間のデンプンの増加量で表わした。

結果は Fig. 4 に示すように，いずれの品種もデンプンの増加はホスホリラーゼ活性と同様な変化を示すが，その増加の極大はホスホリラーゼ活性の極大よりやや遅れ，開花後20日過ぎに極大を示した。

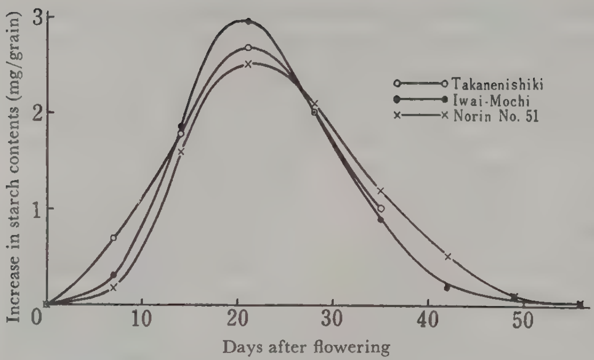


Fig. 4. Increase in starch contents[1].

アミロース

アミロースの分離，定量は滝（1959）の方法により，過塩素酸で抽出したデンプンからペーパークロマトグラフィーを用いてアミロースを分離し，ヨウ素溶液を加えて青色度を620 mμ で比色定量した。検量線の作製には前述のアミロースを過塩素酸に溶解して使用した。

Table 1. Amylose contents in starch.

Takanenishiki

Days after flowering	13	20	27	36
Amylose (%)	19.5	19.0	21.5	21.5

Iwai-Mochi

Days after flowering	10	17	26	33	40	47	54
Amylose (%)	2.8	3.3	1.7	1.0	1.1	1.5	2.0

Norin No. 51

Days after flowering	8	15	24	31	38	45	52
Amylose (%)	20.7	20.7	17.9	17.8	19.8	22.8	22.6

結果は Table 1 に示すように，タカネ錦，農林51号では登熟期を通じて種実デンプン中に20%前後のアミロースが含まれているのに対して，祝モチではほとんどアミロースが含有されなかった。

1) Plotted the amounts of starch increased in every 7 days.

考　　察

このようにデンプンの増加とホスホリラーゼ活性の消長との間に平行関係が認められることは，水稲においてもデンプンの合成にホスホリラーゼが重要な役割を演じていると推定されるが，早生種のタカネ錦が晩生種の祝モチや農林51号よりも短い登熟期間にほぼ同量のデンプンを集成しているにもかかわらず，そのホスホリラーゼ活性はかならずしも高くはない。このことは，デンプンの集成にはホスホリラーゼ以外の因子——気温，リン酸濃度，グルコース-1-リン酸供給量等——も関係していることを示唆する。タカネ錦の登熟期は気温が高く，したがってホスホリラーゼ作用も強いことが考えられる。

アミラーゼはかなり遅く出現し，またその活性もあまり強くないので，デンプンの集成にはたいした影響はないと思われる。

Q-酵素活性はホスホリラーゼよりもその出現がやや遅れるほかは，ホスホリラーゼとほとんど同じ活性変化を示した。かような両酵素の協働下においては，ホスホリラーゼの作用で合成されたアミロースは，そのままではほとんどがQ-酵素の作用によってアミロペクチンに変化すると思われる (Bourne and Peat 1945)。祝モチではデンプン中にアミロースがほとんど含まれていないので，かような両酵素の協働作用ということも考えられるが，タカネ錦や農林51号では両酵素が祝モチとほとんど同じ活性変化を示すにもかかわらず，登熟期間を通じて20%前後のアミロースが含まれている。その理由として逆にアミロペクチンからアミロースができるとする説があるが（倉沢・早川・伊賀上　1959),ホスホリラーゼの作用によって合成されたアミロースの一部がそのまま残ることも考えられる。著者は水稲種実中に，アミロースを沈澱せしめてアミロースのアミロペクチンへの変化を阻止する物質が存在することを見出した。これについては研究を続行中である。

文　　献

相見霊三・村上　高，1958. 日作物紀，**26** : 245.
Bourne, E. J. and S. Peat, 1945. J. Chem. Soc., 877.
Fiske, C. H. and Y. Subbarow, 1925. J. Biol. Chem., **66** : 375.
浜田　巌，1959. 日化，**80** : 180.
倉沢文夫・伊賀上郁夫・早川利郎，1959. 農化，**33** : 428.
倉沢文夫・早川利郎・伊賀上郁夫，1959. 農化講演要旨，24.
McCready, R. M., J. Guggolz, V. Silviera and H. S. Owens, 1950. Anal. Chem., **22** : 1156.
中村道徳・山崎鏡次・丸尾文治，1951. 農化，**24** : 197.
Schoch, T. J., 1942. J. Am. Chem. Soc., **64** : 2957.
Somogyi, M., 1945. J. Biol. Chem., **160** : 61.
滝　基次，1959. 農化，**33**:448.

Résumé

The ripening period of early rice plant is shorter than that of late one, but both accumulate nearly the same amount of starch. Amylose contents of non-glutinous starch are about 20%, but amylose is scarcely contained in glutinous starch. The accumulation of starch and the enzymes related were studied.

1. There was little difference among phosphorylase activities of Takane-

nishiki (early, non-glutinous variety), Norin No. 51 (late, non-glutinous variety) and Iwai-Mochi (late, glutinous variety). The activities increased remarkably for about 15 days after flowering, then decreased sharply.

2. Also, Q-enzyme activities of these three varieties were nearly equal and changed parallel to the phosphorylase activities.

3. The amylase activities were low and increased slowly in the ripening stage.

4. Starch contents of all varieties increased parallel to the phosphorylase activities.

5. Amylose contents in starch of Takanenishiki and Norin No. 51 were about 20% throughout the ripening stage, but amylose was scarcely contained in Iwai-Mochi.

Journal of Faculty of Fisheries,
Prefectural University of Mie,
Vol. 5, No. 2, December 15, 1961.

水稲のデンプン集成機構に関する研究

V. 水稲種実に含まれるアミロースを沈澱せしめる物質について

浜田　　巖

Studies on the Mechanisms of Starch Accumulation of Rice Plant

V. Amylose-Precipitating Substance (or Substances) contained in Rice Grains

Iwao HAMADA

緒　　言

登熟期の水稲種実のQ-酵素の研究を行なった際，硫酸アンモニウム分画によるQ-酵素の沈澱を水に懸濁して遠沈した上清は強いQ-酵素活性を示すが，懸濁液のままでは活性が認められず，登熟期の種実中に見掛け上Q-酵素の作用を阻害する物質が存在するかのような現象が認められた。この物質は温アルコールによって容易に抽出され，収穫後の種実にも相当量含まれることがわかったので，その作用について調べる目的で以下の実験を行なった。

実験および結果

Q-酵素活性の阻害

収穫後1～10カ月の水稲農林51号種実10gを乳バチで磨砕し，10倍量の無水アルコールと共に50°Cに6時間たもち，抽出液をロ過して，ロ液を炭酸ガス気流中50°C以下で減圧蒸発して得たアルコール抽出物質は，後述するようにQ-酵素の作用を阻害するので，これを10mlの温水に振盪懸濁した液を研究試料とした。Q-酵素溶液としては，登熟期の農林51号種実10gに0.1mol/lクエン酸緩衝液(pH 6.7) 14.5ml，トルエン0.5mlおよび硬質ガラス粉末10gを加えて氷冷下に磨砕し，1夜氷室にたもったのち遠沈して抽出液をとり，沈澱は水を加えて抽出をくり返し，抽出液を合して氷冷下に硫酸アンモニウムを20g/dlの割合で加え，アンモニア水で中和して3時間氷室にたもったのち，遠沈して沈澱に2倍量の冷水を加え，1時間氷室にたもったのち，遠沈して上清をQ-酵素溶液として使用した。Q-酵素阻害の測定は阻害物質溶液1ml，緩衝液3ml，水4mlおよび米デンプンからSCHOCH (1942)のブタノール法を応用して調製したアミロースの2.5mg/ml溶液1mlを混合して30°Cに10分間たもち，同温にたもった酵素溶液1mlを混合して，反応開始後10分における青色度の減少を前報（浜田　1961）にしたがって測定した。緩衝液は後述のpHの関係から，おも

に 0.5mol/*l* クエン酸緩衝液 (pH 6.0) を使用した。

Table 1. Effect of the concentration of Q-enzyme-inhibiting substance on the enzyme activity.

Dilution of inhibiting substance	2^2	2^3	2^4	2^5	2^6	Not added
Decrease in blue value (%)	0	0	3	9	17	24

上記の阻害物質溶液を Q–酵素溶液に加えると明らかな阻害作用が認められるが, 希釈した阻害物質溶液を用いると, Table 1 に示すように希釈につれて阻害作用が小となる。Q–酵素作用を完全に阻害する最高希釈度 (2^3) の阻害物質溶液の添加の下で, 酵素液量を増量しても酵素活性は認められない (Table 2) が, アミロースを増量すれば酵素活性が増大する (阻害溶液希釈度 2^2 使用) (Table 3)。

Table 2. Effect of Q-enzyme concentration on the inhibition[1].

Enzyme solution added (m*l*)	1	5	1 (control)
Decrease in blue value (%)	0	0	25

Table 3. Effect of amylose concentration on the Q-enzyme inhibition[2].

Amylose added (mg/10m*l*)	2	4	8	12	16
Decrease in blue value (%)	0	0	2	16	21

アミロースの沈澱

上記の実験で Q-酵素活性が阻害された場合には反応液の遠沈上清はヨード反応青色を示さないが, 沈澱は青変することから, 反応液中のアミロースがこの阻害物質によって沈澱せしめられていることが推定され, また Table 2, Table 3 の実験結果もこれを裏書する。これを確かめるために, 阻害物質添加の下でのアミロースのヨード反応の減少と, アミロース量との関係を調べた。すなわち, 上記の組成の反応液を用いて, まずQ–酵素活性を測定し, 十分 (2時間) 反応を進行させたのち, 残存するアミロースを 2500rpm で10分間遠沈 (上清はヨード反応赤色を呈する) して, 沈澱を熱アルコールで洗ったのち, McCready, Guggolz, Silviera and Owens (1950) の方法で氷冷30% 過塩素酸 1m*l* に溶かし, 水を加えて 10m*l* としてロ過し, ロ液のヨウ素による呈色を測定し, アミロースの検量線よりアミロース量を求めた。また別に, Q–酵素を添加せずに阻害物質溶液 1m*l*, 緩衝液 3m*l*, 水 5m*l* および 2.5mg/m*l* アミロース溶液 1m*l* を混合して室温に15分間たもったのち, 遠沈してアミロースの沈澱を熱アルコールで洗い, 上記と同一の方法でアミロースを定量するとともに, 上

1) Added 2^3 dilution of inhibiting substance.
2) Added 2^2 dilution of inhibiting substance.

清に含まれたアミロースをも同時に定量した。

Table 4. Inhibition of Q-enzyme and precipitation of amylose.
Y: yellow, FB: faint blue, B: blue, DB: deep blue.

Dilution of inhibiting substance		2^2	2^3	2^4	2^5	2^6	Not added
Inhibition of Q-enzyme	Decrease in blue value (%)	0	0	4	10	18	24
	Inhibition (%)	100	100	83	58	25	0
	Amylose remained (γ/ml)	240	240	170	91	45	2
Amylose	Precipitate (γ/ml)	239	238	174	93	46	2
	Supernatant (γ/ml)	0	0	67	148	195	240
	Iodine reaction of supernatant	Y	Y	F B	B	D B	D B

その結果は Table 4 に示すように，阻害物質溶液を希釈するに従って Q-酵素活性の阻害は減少し，これと平行して残存するアミロース量が減少することが認められた。残存するアミロース量はアミロース沈澱量とよく一致し，この実験での Q-酵素阻害は，実際には直接的な酵素阻害作用ではなく， Q-酵素 の基質であるアミロースがいわゆる阻害物質によって沈澱せしめられて反応系外に出るため，反応が阻止されるのであるということが判明した。したがって以後はこの阻害物質をアミロース沈澱物質と改めることにした。

アミロース沈澱物質のアミロース沈澱作用と pH との関係

アミロース沈澱物質溶液を倍数希釈して， その 1ml とトリス緩衝液 (pH 7.4), リン酸緩衝液 (pH 6.8), クエン酸緩衝液 (pH 6.3) または酢酸緩衝液 (pH 4.8) 3ml, 水 5ml および 2.5mg/ml アミロース溶液 1ml を混合して室温に15分間たもったのち，遠沈して沈澱アミロース量を定量し，アミロース沈澱作用に及ぼす pH の影響を調べた結果は Table 5に示したが，アミロース沈澱作用は酸性側で著しいことが明らかとなった。

Table 5. Effect of pH on precipitation of amylose.

pH	4.8	6.3	6.8	7.4
Amylose precipitated (mg)[1)]	28	28	27	6

種実におけるアミロース沈澱物質の分布

種実 10g を表皮， 胚芽および胚乳に分け， それぞれについて前述の方法でアミロース沈澱物質を抽出して， そのアミロース沈澱作用を測定した (Table 6)。その結果この物質は表

Table 6. Amylose-precipitating substance in various parts of rice grains.

	Amylose precipitated (mg/10g of grains)
Epidermis	<25
Embryo sperm	35
Endosperm	240

1) Per ml of original suspension of amylose-precipitating substance (Table 1).

皮および胚芽には微量で，大部分が胚乳に含まれていることが判明した。

モチとウルチのアミロース沈澱物質

登熟期のモチおよびウルチ種実 5g から前述の方法でアミロース沈澱物質を抽出し，10ml の温水に振盪懸濁してアミロース沈澱作用を測定した。結果は Fig. 1 に示すように，ウルチでは登熟最盛期にアミロース沈澱作用が急激に増大するが，モチでは沈澱作用が小さく，漸増するのが認められた。

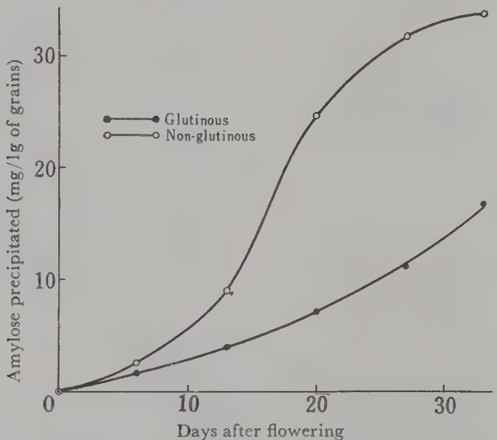


Fig. 1. Amylose-precipitating substance in glutinous and non-glutinous rice grains in the ripening stage.

考　　察

アミロースを沈澱せしめる物質としては，ブタノール (Schoch 1942), 脂肪酸 (Schoch and Williams 1944; 高岡・二国 1952), ニトロパラフィン (Wirtler and Hilbert 1945), チモール (Haworth, Peat and Sagnott 1946), イソアミルアルコール (Lansky, Kooi and Schoch 1949), リゾレシチン (Nakamura, Kôno and Funahashi 1958; Nakamura, Shimizu, Kôno and Funahashi 1958) などが知られている。著者の認めた登熟期および収穫後の水稲種実中に存在するアミロース沈澱物質がそのいずれであるか，あるいは別種の物質であるかは研究を続行中であるが，この物質の存在が種実中でのアミロースからアミロペクチンへの変化を或程度阻止することが推測され，この物質が登熟期のウルチ種種実に多く，モチ種種実に少ないことは，アミロースがウルチには含まれるがモチにはほとんど含まれないことと関連があるのではないかと考える。

文　　献

浜田　巖，1961．本誌，75．

Haworth, W. N., S. Peat and P. E. Sagnott, 1946. Nature, **157** : 19.

Lansky, S., M. Kooi and T. J. Schoch, 1949. J. Am. Chem. Soc., **71**:4066.

McCready, R. M., J. Guggolz, V. Silviera and H. S. Owens, 1950. Anal. Chem., **22**:1156.

NAKAMURA, A., T. KÔNO and S. FUNAHASHI, 1958. Bull. Agr. Chem. Soc. Japan, **22**:320.
NAKAMURA, A., R. SHIMIZU, T. KÔNO and S. FUNAHASHI, 1958. Bull. Agr. Chem. Soc. Japan, **22**:324.
SCHOCH, T. J., 1942. J. Am. Chem. Soc., **64**:2957.
SCHOCH, T. J. and C. B. WILLIAMS, 1944. J. Am. Chem. Soc., **66**:1232.
高岡研一・二国二郎, 1952. 農化, **26**:186.
WHIRTLER, R. L. and G. E. HILBERT, 1945. J. Am. Chem. Soc., **67**:1161.

Résumé

Q-enzyme-inhibiting substance (or substances) was found in rice grains. The substance was extracted with warm alcohol, and its inhibitory action was investigated.

1. The substance inhibited Q-enzyme action, and the enzyme action was not found even with an increased amount of the enzyme, but upon increasing the amount of substrate (amylose) the action was found.

2. The serial dilutions of the substance were added to the reaction mixtures, and the rates of inhibition and the amounts of amylose remained were estimated. On the other hand, the serial dilutions were added to amylose solutions, and the amounts of amylose precipitated were estimated. The amounts of amylose remained were equal to the amounts of amylose precipitated, and the rates of inhibition were proportional to these amounts. Therefore, it became clear that the substance did not act directly on the enzyme, but that amylose was precipitated by the substance and the enzyme action on amylose was inhibited.

3. The amylose-precipitating action was weak on alkali side and strong on acid side.

4. The greater portion of the substance was contained in the endosperm of rice grains.

5. The substance was much contained in non-glutinous rice grains and a little contained in glutinous ones in the ripening stage. This may bear a relation to the fact that amylose is contained in non-glutinous starch and scarcely contained in glutinous one.

Journal of Faculty of Fisheries,
Prefectural University of Mie,
Vol. 5, No. 2, December 15, 1961.

水稲のデンプン集成機構に関する研究

VI. 水稲種実に含まれるアミロース沈澱物質の確認

浜　田　　巌

Studies on the Mechanisms of Starch Accumulation of Rice Plant

VI. Identification of Amylose-Precipitating Substances contained in Rice Grains

Iwao HAMADA

緒　　言

前報（浜田 1961c）において，水稲種実の胚乳中にアミロースを沈澱せしめてQ-酵素のアミロースへの作用を阻止する物質（アミロース沈澱物質）が存在することを認めて報告したが，本報はこの物質を詳査して確認しようとしたものである。

実験および結果

アミロース沈澱物質の分離

1960年に三重大学農学部圃場で栽培された水稲農林51号種実（収穫後17日）を脱穀，精白(75%精白）し，精白米3kg について直ちにアミロース沈澱物質を抽出し，KLEIN(1932) の方法によって Diagram 1 に示した操作によって分画を行い，各画分についてアミロース沈澱作用を測定した。この測定には，それぞれの画分 20～40mg を 10ml の温水と振盪懸濁し，倍数希釈してその 1ml に 0.5mol/l クエン酸緩衝液 (pH 6.0) 3ml を加えたものを用い，これに水 5ml および 0.1%アミロース溶液（米デンプンから SCHOCH (1942) のブタノール法を応用して分離したアミロース 100mg を 3ml の 1N-NaOH と 1夜氷室にたもって溶解し，塩酸で中和，水を加えて 100ml としたもの）1ml を加えて振盪混合し，室温に 15分間放置後，2500rpmで10分間遠沈し，上清がヨウ素で青色を呈するものについてそのアミロース量を比色定量し，これより沈澱アミロース量を求めた。

結果を Table 1 に示す。アセトン不溶画分 (III) のアミロース沈澱作用は，米粒中に存在するリゾレシチンがアミロースを沈澱せしめる性質を有するといわれているので (NAKAMURA, KÔNO and FUNAHASHI 1958; NAKAMURA, SHIMIZU, KÔNO and FUNAHASHI 1958), リゾレシチンによると考えられる。

アセトン可溶画分(II)についてはさらに Diagram 2 に示す分画を行なったが，各画分のア

Diagram 1. Extraction and fractionation of amylose-precipitating substances.

3kg of polished rice grains

↓

Added a small volume of absolute alcohol, ground in mortar, added 5 volumes of absolute alcohol, saturated with carbon dioxide, closed with a glass stopper, and stood at 50°C for about 6 hours with occasional shaking.

↓

Filtered by suction.

↓ Filtrate

↓ Residue → Repeated twice the extraction with alcohol. → Filtered by suction. → Filtrate

(Filtrates combined)

↓

Concentrated and dried in vacuo at 50°C in an atmosphere of carbon dioxide.

↓

Warm alcohol soluble fraction (Ⅰ) 9.2g

↓

Dissolved in 10 volumes of absolute alcohol, added 5 volumes of acetone, left in refrigerator for several hours, and centrifuged.

↓ Supernatant → Concentrated and dried in vacuo in an atmosphere of carbon dioxide. → Repeated the fractionation by acetone for 3 times. → Acetone soluble fraction (Ⅱ) 7.3g

↓ Precipitate → Dried in vacuo in an atmosphere of carbon dioxide. → Repeated the fractionation by acetone for 3 times. → Acetone insoluble fraction (Ⅲ) 1.7g

Table 1. Amylose-precipitating action of each fraction.

Fraction	Amylose precipitated (amylose mg/mg)
(Ⅰ) Warm alcohol soluble fraction	3.4
(Ⅱ) Acetone soluble fraction	3.7
(Ⅲ) Acetone insoluble fraction	3.8

Diagram 2. Re-fractionation of acetone soluble fraction (Ⅱ).

Acetone soluble fraction (Ⅱ)

Neutralized with 0. 5N-KOH-alcohol solution, added 10 volumes of water, and shaked 3 times with equal volume of ether.

↓

Water layer

↓

Adjusted pH to about 2 with H_2SO_4, and extracted twice with equal volume of ether.

↓

Ethereal layer

↓

Washed repeatedly with water, and concentrated and dried in vacuo in an atmosphere of carbon dioxide.

↓

Alkali soluble fraction (Ⅳ) 5. 8g

↓

Added 2. 5*l* of water per 1g of the fraction, warmed and suspended, after cooling mixed with 1. 5*l* of 0. 5mol/*l* citrate buffer (pH 6. 0) and 1*l* of 0. 4% amylose solution, left at room temperature for 15 minutes, and centrifuged at 3000rpm for 10 minutes.

↓

Precipitate

↓

Added 500m*l* of absolute alcohol, saturated with carbon dioxide, closed with a glass stopper, and stood at 50°C for about 6 hours with occasional shaking.

↓

Filtered.

↓ Filtrate

↓ Residue

↓

Repeated twice the extraction with alcohol.

↓ (Filtrate and extracts combined)

Concentrated and dried in vacuo at 50°C in an atmosphere of carbon dioxide.

↓

Added 50m*l* of water, adjusted pH to about 2 with H_2SO_4, and extracted twice with equal volume of ether.

↓

Ethereal layer

↓

Washed repeatedly with water, and concentrated and dried in vacuo in an atmosphere of carbon dioxide.

↓

Amylose-precipitating fraction (Ⅴ) 1. 7g

↓

Ethereal layer

↓

Washed repeatedly with water, and concentrated and dried in vacuo in an atmosphere of carbon dioxide.

↓

Alkali insoluble fraction (Ⅵ) 0. 6g

Table 2. Amylose-precipitating action of each fraction.

Fraction	Amylose precipitated (amylose mg/mg)
(Ⅳ) Alkali soluble fraction	3. 9
(Ⅴ) Amylose-precipitating fraction	11. 4
(Ⅵ) Alkali insoluble fraction	<0. 1

ミロース沈澱作用を Table 2 に示す。

アミロース沈澱画分（V）の分析

画分（V）は脂肪酸からなると推定されるので，それぞれ*p*-ブロムフェナシルエステル・2,4-ジニトロフェニルヒドラゾン（ブロマゾン）(Inouye, Hirayama and Noda 1956a) およびその酢酸第二水銀附加物（Inouye, Hirayama and Noda 1956b）をつくって，ペーパークロマトグラフィーを用いて分離を試み（Inouye, Hirayama and Noda 1956b；井上・平山・野田 1957；平山・井上 1961)，脂肪酸の同定を行なった。その結果 Fig. 1 に示すように，画分（V）にはパルミチン酸，オレイン酸およびリノール酸を含有することが明らかとなった。これらの定量には脂肪酸-ブロマゾンのペーパークロマトグラムのスポットをベンゼン抽出して波長 375mμ における吸光度を測定し，Fig. 2 の検量線からその量を求めた（平山・井上 1961；井上・平山・野田 1957)。この場合 Fig. 1 に示すように，パルミチン酸とオレイン酸のスポットが重なるが，酢酸第二水銀処理によりパルミチン酸のみは別に定量できるので，この量を差引いてオレイン酸量を求めた。

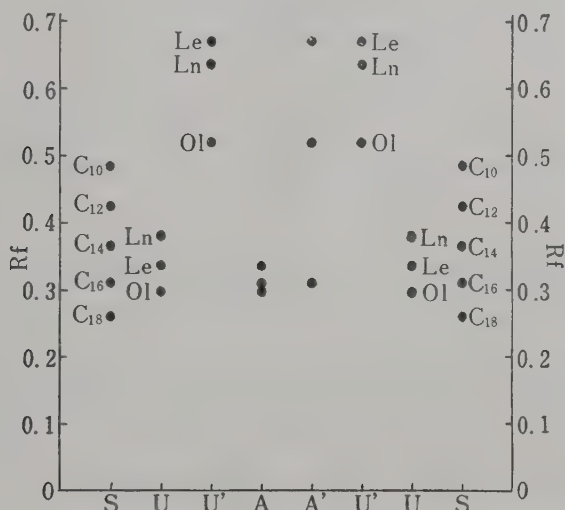


Fig. 1. Paper chromatogram of fatty acids-bromazones.
S, U are authentic fatty acids, and S: saturated fatty acids, each number is number of carbon atoms; U: unsaturated fatty acids, U′: mercuric compounds of unsaturated fatty acids, Ol: oleic acid, Le: linoleic acid, Ln: linolenic acid; A: amylose-precipitating substances, A′: mercuric compounds of amylose-precipitating substances.

以上の定量結果を Table 3 に示したが，アミロース沈澱画分（V）について測定した中和価（喜多 1957)，ヨウ素価（Wijs 法）（舟橋 1958）およびアミロース沈澱作用の測定値と，この画分の脂肪酸定量値から計出した計算値（アミロース沈澱作用は別に authentic なパルミチン酸，オレイン酸およびリノール酸について前述の方法で測定した値, 2.3, 13.8

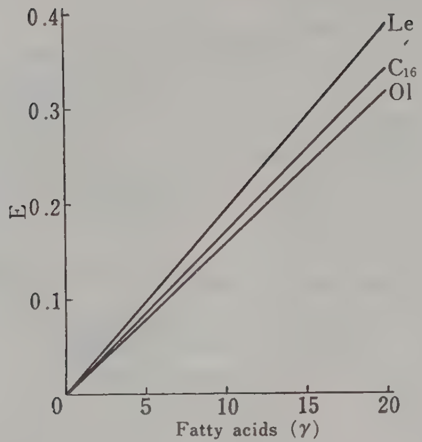


Fig. 2.　Standard lines of fatty acids-bromazones.
C_{16}: palmitic acid; Ol: oleic acid; Le: linoleic acid.

および14.1を用いて計出）とはよく一致し，このアミロース沈澱物質はパルミチン酸，オレイン酸，リノール酸の３種の脂肪酸であることが判明した。特に不飽和脂肪酸がその作用が強い。

Table 3.　Estimation of fatty acids in amylose-precipitating fraction (V).

	Palmitic acid	Oleic acid	Linoleic acid
Contents (%)	22. 1	44. 9	27. 5

	Found	Calculated[1)]
Neutralization value	194. 8	192. 7
Iodine value	91. 1	90. 2
Amylose-precipitating action (amylose mg/mg)	11. 4	10. 6

また前報（浜田　1961c）の方法で測定したQ-酵素反応阻止作用を Table 4 に示す（アミロース 250γ/反応液 m*l* で測定)。この Table から求めた丁度Q-酵素反応を阻止する量は，パルミチン酸 107，オレイン酸 18，リノール酸16，アミロース沈澱画分（V）21γ で，上記のアミロース沈澱作用から求めたアミロース250γ を沈澱せしめる量，パルミチン酸109，オレイン酸18，リノール酸17，アミロース沈澱画分（V）22γ とよく一致する。

1)　Calculated from the contents of fatty acids.

Table 4. Q-enzyme-inhibiting action (%)[1].

Fatty acid (γ/ml of reaction mixture)	192	96	48	24	12	6	3
Palmitic acid	100	94	59	35	—	—	—
Oleic acid	—	—	—	100	80	48	28
Linoleic acid	—	—	—	100	85	53	31
Amylose-precipitating fraction (V)	—	—	—	100	69	40	22

考　　　察

著者が水稲種実から抽出して分離，確認したアミロース沈澱物質は脂肪酸であることが明らかとなった。かって Mikus, Hixon and Rundle (1946) は脂肪酸がアミロースと複合体を形成する性質を有することを認めており，また Schoch (1938) はこの複合体からはメタノール等の親水性溶媒によっては脂肪酸を抽出しうるが，四塩化炭素等の疎水性溶媒では抽出しえないことを報告している。高岡・二国 (1952) は Mikus らの研究を追試し，飽和脂肪酸のアミロース沈澱作用は炭素数が多くなるに従って大となるが，水に対する溶解度が逆に小となるため，カプリン酸がもっともアミロースを沈澱せしめやすいと述べているが，水稲種実中のものはもっとも普遍的な C_{16} および C_{18} の脂肪酸であり，水に溶解性の大きくないものが，しかも酸性側で強い沈澱作用を示して，Q-酵素によるアミロースのアミロペクチンへの変化の阻止に働くことは意外な発見であった。

既報（浜田 1959a, b, 1961a）のように，著者の研究結果にもとずく水稲種実中のデンプンの生成機構は，ばれいしょ等について既に知られているように，まずホスホリラーゼの作用によってグルコース-1-リン酸からアミロースが合成され，これの一部が Q-酵素の作用によってアミロペクチンに変化することは明らかであるが，既報（浜田 1961b）に報告したように，登熟期における水稲種実の Q 酵素活性はすこぶる強く，且ホスホリラーゼの活性と平行する季節的変化を示すから，ホスホリラーゼの作用で合成されたアミロースは，そのままではほとんどが Q-酵素の作用によってアミロペクチンに変化すると思われる。それにもかかわらず，水稲（ウルチ）種実のデンプンは常に約20%のアミロースと80%のアミロペクチンよりなることは，何らかの作用によってアミロースとアミロペクチンとの間の変化が調節されていることを示唆する。その理由としては，あるいはアミロペクチンがアミロースに逆に変化する（倉沢・早川・伊賀上 1959）とする説，アミロースとアミロペクチンの合成の場が相違する (Honeyman 1959) という考えなどがある。水稲種実中に含有されている数種の脂肪酸と結合して，胚乳中に一定量のアミロースが複合体として Q 酵素の作用をうけない状態で存在する可能性を明らかにした著者の実験結果は，上記の理由とは異なる観点に立ってデンプンの組成を説明する手がかりを与えるものである。

終りに臨み，終始御懇切な御指導を賜わった京都大学理学部教授田中正三先生，水稲のお世話をいただいた三重大学農学部附属農場，種々御支援をいただいた当大学水産学部教授石部修先生ならびに当教室助手林政美氏に厚く感謝申し上げる。

この研究の一部は当大学医学部校友会科学研究費によった。

1) Added 250γ of amylose per ml of reaction mixture.

文 献

舟橋三郎, 1958. 脂質化学, 共立出版, 東京, **1** : 28.
浜田 巖, 1959a. 日化, **80** : 180.
浜田 巖, 1959b. 日化, **80** : 182.
浜田 巖, 1961a. 本誌, 71.
浜田 巖, 1961b. 本誌, 75.
浜田 巖, 1961c. 本誌, 81.
平山 修・井上吉之, 1961. 農化, **35** : 135.
HONEYMAN, J., 1959. Recent Advances in the Chemistry of Cellulose and Starch, Heywood, London, 314.
INOUYE, Y., O. HIRAYAMA and M. NODA, 1956a. Bull. Agr. Chem. Soc. Japan, **20** : 197.
INOUYE, Y., O. HIRAYAMA and M. NODA, 1956b. Bull. Agr. Chem. Soc. Japan, **20** : 200.
井上吉之・平山 修・野田万次郎, 1957. 農化, **31** : 568.
喜多源逸, 1957. 油脂化学及試験法, 至文堂, 東京, 614.
KLEIN, G., 1932. Handbuch der Pflanzenanalyse, Springer, Berlin, **2** : 578.
倉沢文夫・早川利郎・伊賀上郁夫, 1959. 農化講演要旨, 24.
MIKUS, F. F., R. M. HIXON and R. E. RUNDLE, 1946. J. Am. Chem. Soc., **68** : 1115.
NAKAMURA, A., T. KÔNO and S. FUNAHASHI, 1958. Bull. Agr. Chem. Soc. Japan, **22** : 320.
NAKAMURA, A., R. SHIMIZU, T. KÔNO and S. FUNAHASHI, 1958. Bull. Agr. Chem. Soc. Japan, **22** : 324.
SCHOCH, T. J., 1938. J. Am. Chem. Soc., **60** : 2824.
SCHOCH, T. J., 1942. J. Am. Chem. Soc., **64** : 2957.
高岡研一・二国二郎, 1952. 農化, **26** : 186.

Résumé

Amylose-precipitating substances reported in the previous paper were identified.

1. The substances were extracted from 3 kg of polished rice grains (Norin No. 51) with warm alcohol (warm alcohol soluble fraction: 9.2g, amylose-precipitating action 3.4mg/mg), and fractionated by acetone. Acetone soluble fraction (7.3g, amylose-precipitating action 3.7mg/mg) was extracted with alkali, and by the addition of amylose solution to alkali soluble fraction (5.8 g, amylose-precipitating action 3.9mg/mg) the amylose-precipitating substances were precipitated (amylose-precipitating fraction: 1.7g, amylose-precipitating action 11.4 mg/mg).

2. From the last fraction were prepared *p*-bromophenacyl ester・2,4-dinitrophenylhydrazones (bromazones) and their mercuric compounds. Palmitic (22.1%), oleic (44.9%) and linoleic acid (27.5%) were found by the paper chromatographic analysis of these bromazones and mercuric compounds.

3. Amylose-precipitating actions of the fraction and palmitic, oleic and linoleic acid (11.4, 2.3, 13.8 and 14.1mg/mg respectively) were parallel to their Q-enzyme-inhibiting actions.

Journal of Faculty of Fisheries,
Prefectural University of Mie,
Vol. 5, No. 2, December 15, 1961.

マグロ延縄における錘つき釣鉤の効果について

野々田　得　郎

On the Effect of "the Hook Weighted with Lead" used in Tuna Longline Fishing

Tokuro NONODA

近年マグロ延縄用の釣鉤として Fig. 1 に示すような錘つきのもの（錘の両面にはカットしたガラスがはめこまれている）が製作され実際に使用もされている。このような釣鉤が製作された意図は，餌つき鈎をマグロの目につきやすくし，かつ吹かれを防ごうというところにあるようだ。

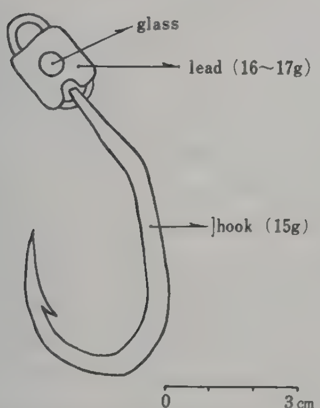


Fig. 1 "The hook weighted with lead".

餌が目につきやすくという点については，釣鈎が投入されている数10mもの深さで，このような小さなガラスが特に目立つということは考えられないので効果は期待できなかろう。一方吹かれの点に関しては，薬室（1958）の報告によるとほとんどのばあい幹縄は吹かれており，この吹かれのために幹縄と接近した枝縄の漁獲能率は常に低下しているとあるので，幹縄と釣鈎をなるべく離すという目的で釣鈎に錘をつけるということは，縄の吹かれの方向によっては効果を期待できるかも知れない。また別の面から考えると，マグロ類においては餌が動くほど喰いがよいといわれるので，釣鈎を重くすることによって波による餌の動きが大きく速やくなる（水平方向では魚との相対速度が大きくなる）のでこの点で効果があることも考えられる。

以上いずれのばあいにしろ効果を期待するのには適当な重量があるはずだが，実際に製作，使用されているものは Fig. 1 中に示したように錘の重量が 16～17 g 程度のものである。そこでこの程度の錘つき釣鈎を使用してはたして効果が期待できるものかどうか，実際の操業資料を解析検討したので報告する。

資　　料

ここに用いた資料は三重県の大勢丸が1960年９月下旬から11月上旬にわたって印度洋南部で操業した際収集しえた18回操業の資料である。

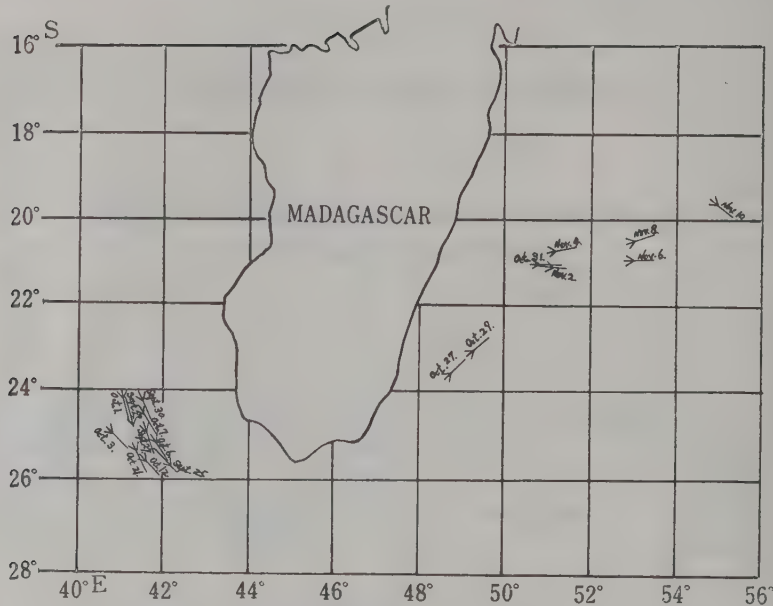


Fig. 2 Chart showing the places where longline was set.
Arrows show the direction of hauling main line.

操業場所の詳細は Fig. 2 に示すとおりで，主漁獲物はビンナガであるがマダガスカル島西部ではキハダが2～5割程度混獲された。操業にあたって縄は毎回約400鉢（5本付8割，6本付2割）使用されたので釣鈎数は2,000本強で，この中に200～230本の錘つき釣鈎が任意に挿入されている。調査にあたっては，投縄時に錘つき釣鈎の数と配置を，揚縄時には1鈎毎の漁獲の有無，魚種等を調べた。

資料の解析および結果

錘つき釣鈎の効果の有無の検討はこの釣鈎と普通の釣鈎との釣獲率の比較によるわけだが，釣鈎の位置がマグロの喰いに影響するともいわれているので（盛田 '56），ここでは枝縄別に釣獲率を求めて比較する。すなわち，各鉢とも揚縄の方向にしたがって枝縄に1, 2, ……5の番号をつけ，錘つき釣鈎のついた枝縄は1' 2'……5' としその各々の釣獲率を算出する。なお6本付は数が少ない上，常に浸水時間の短い方にまとめて投入されており，漁獲も少ないので，5本付と別々に取扱うことをせずその3, 4番を5本付の3番に，5番，6番を5本付の4番，5番にそれぞれふくめた。

釣獲率の算出にあたっては次のような取扱いをした。すなわち，魚群相互の間隔を平山(1957)がキハダで行ったと同様の方法で推定し，漁獲魚相互の間隔がこの推定魚群間隔より大きいばあいにはこれらはそれぞれ別の魚群に属し，その間の漁獲のない鉢は魚群との遭遇がなかったものと考えて計算から除外する。

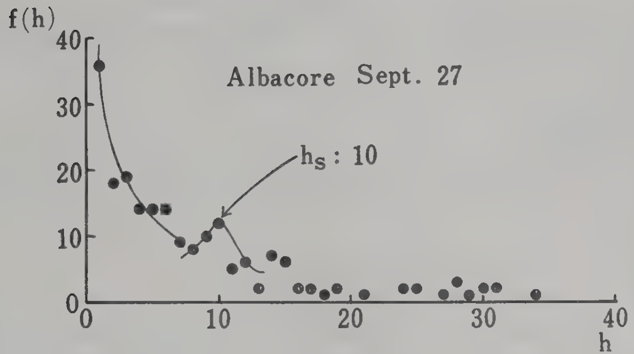


Fig. 3　Frequency distribution of h.
h: distance between adjacent two catches represented in number of hook,
f(h): frequency of h.
h_s: distance between shoals estimated from this diagram.

Fig. 3 に一例を示したがビンナガの推定魚群間隔は鈎数で数えて 7～15（投縄時の浮標の間隔は180*m*前後なのでおよそ250～540*m*になる）であった。なお漁獲数が少なくて推定できないばあいが二，三あったが，このばあいには各推定値の平均値をもってした。またキハダはほとんどのばあい漁獲数が少なくて推定できなかったのでビンナガの値を代用した（平山の調べたキハダではおよそ350～700*m*なのでビンナガとひどくは違わない）。

以上のような考えにもとづいて各日の釣獲率を算出して，前にのべた餌の動きという観点から波浪のないばあいと波浪のあるばあいとに別けてまとめると Table のようになる。さ

Table.　The hooked rate of common hook and "the hook weighted with lead" by branch lines in each day.

Sea condition: calm or slightly wavy (scale of wind waves 0～2, scale of swell 0～2)

Date	Current speed and direction (mile/hour)		1 (%)	2 (%)	3 (%)	4 (%)	5 (%)	1′ (%)	2′ (%)	3′ (%)	4′ (%)	5′ (%)
Sept. 27	.85	WSW	15.0	25.2	38.8	24.7	20.3	29.4	23.1	41.0	17.4	36.4
29	.43	E/S	18.5	28.6	32.4	18.5	24.0	14.3	36.9	33.3	21.0	27.3
30	.45	NNW	20.1	22.3	32.8	26.7	17.7	7.1	21.4	18.2	26.1	30.8
Oct. 7	.63	N/W	29.0	30.7	36.6	20.7	18.4	25.0	33.3	27.8	16.7	13.6
16	.24	NE	22.7	24.4	28.7	22.9	23.3	25.0	33.3	26.7	30.8	27.3
21	.27	NE	21.9	35.6	35.2	17.4	14.0	8.3	41.7	28.6	14.3	11.1
29	.53	NW/N	17.0	29.7	31.9	19.3	14.7	15.4	23.1	16.7	38.9	14.3
31	.33	S	18.1	34.1	35.7	32.8	16.8	21.4	26.9	32.3	26.3	6.3
Nov. 2	.40	S/E	18.7	24.8	33.7	26.7	20.7	16.7	23.1	35.7	38.9	28.6
4	.58	SSW	14.6	18.3	47.5	21.0	16.2	13.6	41.7	30.8	17.6	0
6	.57	W/N	13.1	31.4	40.8	33.9	12.3	0	7.7	47.4	22.2	6.7

(Column headers 1–5′: No. of branch line*)

Sea condition: wavy (scale of wind wawes 3∼4; scale of swell 2∼4)

Date	No. of branch line / Current speed and direction		1	2	3	4	5	1′	2′	3′	4′	5′
	mile/hour		%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
Sept. 25	.71	W/N	14.3	28.5	38.9	23.0	18.5	14.3	20.7	53.8	25.9	25.0
Oct. 1	.22	ENE	23.5	19.4	30.6	22.5	19.2	14.3	16.7	35.7	21.4	18.2
3	.83	Sw	13.5	32.3	25.1	29.8	12.4	7.7	21.1	35.0	26.3	11.1
12	.79	E/S	19.8	23.3	25.8	25.2	21.7	44.4	28.6	20.0	11.8	35.7
27	.04	S	11.3	31.1	31.4	25.6	20.0	6.7	18.8	35.7	26.3	28.6
Nov. 8	—	—	10.2	27.5	41.8	25.5	12.1	0	28.6	54.2	30.8	5.6
10	.41	S/W	8.9	38.6	30.4	31.4	12.5	10.0	29.4	29.6	38.4	0

* In each basket five branch lines were numbered in accordance with the direction of hauling main line.

(1,…5): branch lines to which common hook was attached.

(1′,…5′): branch lines to which "the hook weighted with lead" was attached.

らにこの値を普通の釣鈎と錘つき釣鈎の同番号同志対比させて Fig. 4 をうる。

この図からわかるように波浪の有無いずれのばあいにも，錘つき釣鈎が普通の釣鈎より優

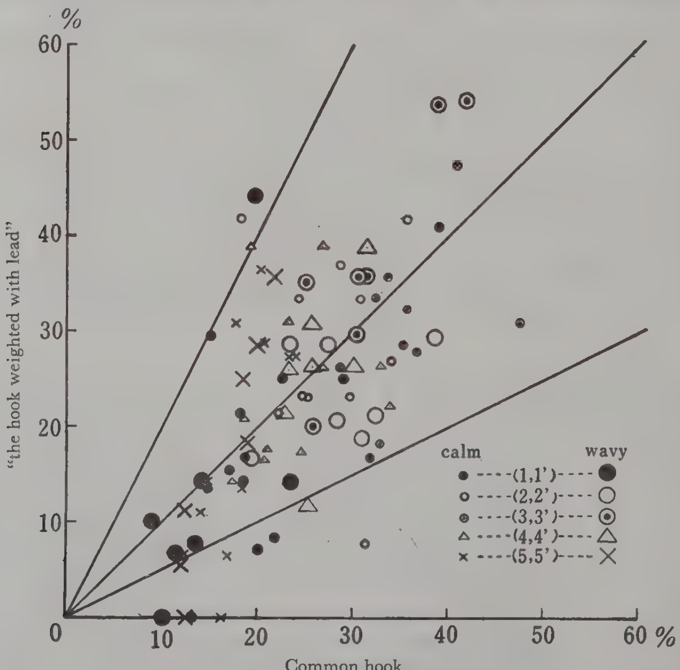


Fig. 4 Comparison of the hooked rate between common hook and "the hook weighted with lead" represented in Table.

るとはいえないので，この程度の錘つき釣鈎を用いても効果を期待できないことがわかる。

なお吹かれの点は，この調査の資料からではその有無，程度等を区別することは困難なので特に考慮に入れなかったが，薬室が吹かれと潮流とは深い関係があるとしているところから参考までに潮流の大きさ，方向（いずれも延縄の移動から求めた）をTable中に示した。

終わりに本論文の御校閲を賜った東京水産大学名誉教授田内森三郎博士，御助言をいただいた本学石井一美教授，尾崎久雄助教授，並びに調査に際し御協力いただいた大勢丸乗組員の諸氏に対して衷心より謝意を表します。

文　　献

薬室親正他，1958. 自記式鮪延縄用深さ計による鮪延縄漁具の水中における形状その他についての二，三の考察　漁船研究技報，**11**：39～119

平山信夫，1957. マグロ延縄の釣獲分布から見たキハダ魚群の構造について。日水誌，**23**：373～375

盛田友弌，1956. マグロ延縄漁具構造による漁獲性能に関する研究（第Ｉ報），(第Ⅱ報). 鹿大水産学部紀要，**5**：30～41

Résumé

Recently, "the hook weighted with lead", as shown in Fig. 1, has been used to raise catching efficiency in tuna longline fishing. However, it was not ascertained whether this hook was more effective or not.

In the present paper this subject was studied by analizing 18 operation records taken by the exploratory vessel "Taiseimaru" in the Indian Ocean during September to November, 1960. In each of 18 operations about 2000 hooks, consisting of common hook and "the hook weighted with lead" (the ratio of the former to the latter is about 9 to 1), were used.

It is said that the motion of the baited hook in the water affects the bite of tuna. So, 18 operation days were divided into two groups according as the sea condition is calm or wavy. In each group the hooked rate of common hook and "the hook weighted with lead" was calculated by branch lines, and then they were compared (Table and Fig. 4).

It was concluded that "the hook weighted with lead" was ineffective in raising catching efficiency.

Journal of Faculty of Fisheries,
Prefectural University of Mie,
Vol. 5, No. 2, December 15, 1961.

魚類の視覚中枢の生理学的研究

小　西　治兵衛

Physiological Studies on the Visual Center in Fish

Jihei Konishi

I 序　　論

Gasser と Erlanger (1922) が脳における電気現象を正確にとらえる方法を発展させて以来，脳の神経連絡あるいはその生理的機能についての研究に著明な進展がみられるに至った。高等動物の感覚刺激に対する誘発電位 (cortical response) については，数多くの研究がなされており，視束刺激あるいは膝状体の電気刺激による誘発電位は Bishop, Bartley, O'Leary, Marshal, Talbot, Chang, Clare, Tasaki などによって分析が進められている。そして誘発電位に現われる成分の発生起源，電位の発生機構について解剖的事実との関連において色んな角度から追求されてきたが，それらに関しては未だ各研究者によって必ずしも結論の一致を見ない現状である。一方網膜の照射に対する応答については Marshal, Talbot, Adrian, Chang, Lennox, Madsen などの研究がみられるが，光刺激に対する応答については比較的知見が少ない。高等動物では感覚の衝撃は第一次中枢の外側膝状体によって受けつがれるために，視覚機序の追求に際しては一層複雑な問題が介在するであろう。

ところで魚類においては，視覚中枢は中脳蓋にあり，ここにおいて視覚過程が処理されていると考えられる。中脳蓋は比較的神経構造も単純で，かつ膝状体の中継もみられない。この様な意味で，魚類の中脳蓋における電気的変化について追求することは，視覚の中枢機構を理解する上に重要な知見を提供するであろうし，また比較生理学的にも重要なことであろう。一方，近年では研究方法の急速な進展によって，網膜生理学は従来のように mass response としてではなく，単一の受容器自体の電気現象について取り扱われつつある。そしてこの種の研究は主として魚類の網膜によってなされてきた。いわゆる錐体電位 (cone potential (S—potential)) に波長に対して特異性を示す数種の種類が区別されることなどから， Svaetichin (1953 a, b; 1956 a, b, c) は色覚機序を論じており，一方また視物質の面においては，花岡ら (1957) は顕微測光法によって，コイには6種の錐体物質が存在することを報告している。このように魚類の受容器に関して新らしい多くの事実が見いだされつつあるが，このような点から考えて中枢における生理過程を受容器，伝達経路における現象との関連において眺めることは，綜合的に魚類の視覚機能を理解する上に重要なことと思われる。魚類の視覚中枢の電気的応答については，最近 Buser (1955)，本川ら (1958) の研究がみられるに過ぎない。

著者は協同研究者と共に，集魚灯の基礎的研究として魚類の対光行動について研究を続けてきた。そして数多くの研究問題のうち，最も重要視されるものは，色光利用漁法への応用に関連する色光に対する魚類の行動についてであろう。この問題に関しては，行動学上からはうかがい知れない幾多の複雑な問題が介在し，色んな角度から研究されなければ理解し得ない事実が多数存在している。少なくとも行動実験の立場から綜合的に結論されることを一言にしていえば，魚類は波長に対して選択的な趨性を示すことで，必ずしも光の輻射強度に依存するとは思われない事実が多々ある。そしてこういった対光，とくに対色光行動を支配する因子としては，まず光の知覚についての生理過程が根底をなし，さらにこれに複雑な心理的要因が加わって行動の発現がみられると考えられる。この意味から集魚灯の利用に際して，受容器の光に対する感受性の問題，とくに摂受されたものが中枢においてどのように処理されるかを知ることが先決問題となると考えられる。本研究はこのような意図のもとに行なったものであり，行動学上から得た知見を生理学的立場から理解せんとし，さらに高度の集魚灯利用への手がかりを得んとして行なったものである。

本研究を進めるにあたって，三重県立大学教授川本信之博士，京都大学教授松原喜代松博士から終始懇篤な御指導をいただき，また奈良女子大学教授花岡利昌博士，大阪市立大学教授細谷雄二博士から丁重な御教示と御批判をいただいた。また本研究の一部についてはスウェーデンの Karolinska Institutet, Medicinska Nobelinstitutet, Neurofysiologiska Avdelningen の Professor R. Granit から有益な御批判を与えられた。多数にのぼる実験材料の採集に際しては前川祐三，山崎喜平両氏に多大の御尽力を願った。ここに以上各位に対し深甚の謝辞を述べたい。

II 視葉の形態ならびに一般的解剖

外部形態

硬骨魚の脳髄は硬脳膜 (dura mater) に囲まれた脂肪様物質と軟脳膜 (pia mater) に包まれている。視葉は魚類の種類によって外部形態ばかりでなく，内部構造においても著しい差異がみられる。本邦産の魚類の視葉の外部形態については内橋 (1953) が観察している。視葉の脳髄全体に対する大きさの比率，またその形状，そしてまた視葉の境界の正中線に対して両葉が占める位置は種類によって異なっており，多くの硬骨魚においては中脳蓋は連続した神経構造をなしているが，ある種では側面，背面に裂目 (fissure) や窩 (fovea) がみられ，中脳蓋が前後両葉に区別されるものがある。視覚の発達していない魚類は一般に中脳蓋が小さく，盲目魚の中脳蓋は小さいといわれており，同時にまた視神経の連絡する神経層の神経細胞の数が少ないことがみられている。

フナの視葉はほぼ楕円球状をなしており，両半球の境界部は前方ではほぼ相接しているが，後方では僅かに左右に展開している。しかし個体によってはこれらの境界部が密着したものと幾分左右が遊離した形のものとが存在する。一方，コイはフナに比べてその形態が著しく異なっており，両葉は著しく後方において左右に展開している。これは valvula cerebelli が大きく突出しているためである。ウナギの視葉は小さな楕円球状を示し，正中線の左右展開はみられない。

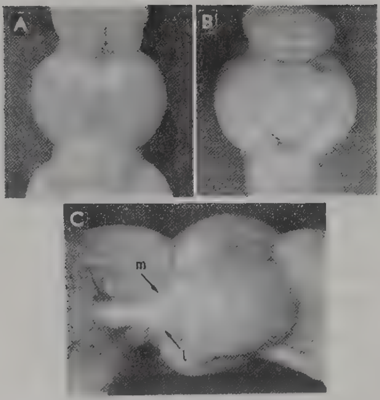


Fig. 1. Brains of *Carassius auratus* (A and C) and *Cyprinus carpio* (B). A and B: Dorsal aspect. C: Lateral aspect showing medial (m) and lateral (l) optic tracts.

中脳蓋の神経構造および細胞構造

中脳蓋の細胞構造に関しては古来 HERRICK, FRANZ, FUSARI. P. RAMÓN, CATOIS, GEHUCHTEN, MIRTO, CAJAL, KAPPERS など多くの学者によって追求されてきた。そして中脳蓋の層状構造に関しては，，学者によって違った数に分類されている 例えば CAJAL は中脳蓋腹面から表面へ数えて10層に分類している．しかしその分類方法は魚類の中脳蓋の生理学的機能上からみるならば妥当とは思われない。この意味において KAPPERS の分類は，より系統的と思われる。 KAPPERS の分類にしたがうと次の 6 層に分かつことができる。

1　Stratum opticum (CAJAL の第10層に相当する)

この層には視束線維が走行してきており，その一部はこの層からさらに次の層に行き，深層に存在するノイロンの樹枝状突起 (dendrite) と連絡している。

2　Stratum fibrosum et griseum superficiale (CAJALの第 6 層から第 9 層にわたる層)

この層には線維層と細胞層とが交互に存在し，線維層において求心性線維がシナプスを形成している。そしてまたこの層は中脳蓋における受容層の主体ともなっている。またこの層には視覚系に属してはいないが spino-tectal tract, bulbo-tectal および brachium tecti が終っている。

3　Stratum griseum centrale (CAJAL の第 5 ・ 4 層)

この層には中脳蓋から出る遠心性線維を送る細胞群が存在する。硬骨魚ではこの層はさらに 4 つの亜層に分けられている。その亜層のうち，最深層のものは灰白質層で， P. RAMÓN や CAJAL の第 4 層に相当し，第 5 層は他の 3 つの亜層に分かれている。第 5 層内の亜層のうち，最上と最下の両亜層には遠心性線維を送る細胞群が存在し，それらの中間に位する亜層は細胞群の樹枝状突起や軸索の層となっている。

4　Stratum album centrale (CAJAL の第 3 層)

この層は中脳蓋から出る遠心性線維すなわち tecto- または mesencephalo-cerebellar, tecto-oculomotor, tecto-bulbar および tecto-thalamic などの線維が存在する層である。



Fig. 2. The cellular elements of the tectum opticum of teleost (*Barbus fluviatilis*).
(P. Ramón and Ramón y Cajal)

Str. opt., stratum opticum; str. fib. et gr. superf., stratum fibrosum et griseum superficiale; str. gr. cent., stratum griseum centrale; str. alb. cent., stratum album centrale; str. gr. perivent., stratum griseum periventricurale; str. fib. perivent., stratum fibrosum periventricurale; a, cellule ganglionnaire de la 5e couche; b, cellules pyramidales à cylindre-axe central; c, cellule à crosse; d, cellule transversale de la 5e couche; e, cellule etoilée de petite taille.

またこの層には中脳蓋両葉の連絡をする lamina commissuralis tecti の線維束が走行している。

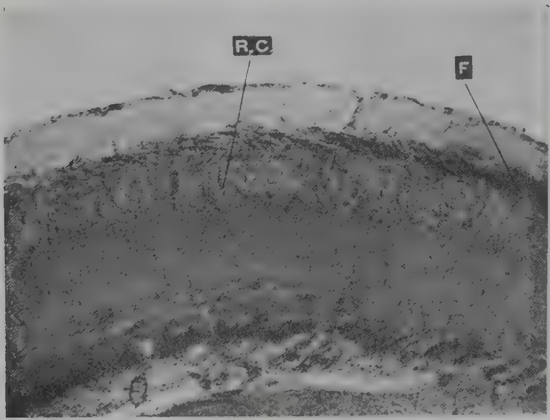


Fig. 3. Transection of optic tectum in *Carassius auratus*.
R. C.: Receiving cell. F: Medial optic tract fiber.

5 Stratum griseum periventriculare (Cajal の第2層)

この層には periventricular 系からの線維とシナプスを形成する細胞や，また stratum fibrosum や stratum griseum superficiale に樹枝状突起を送る細胞が存在する。

6 Stratum fibrosum periventriculare

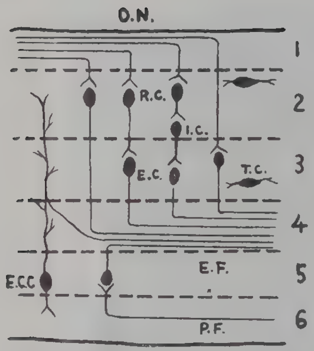


Fig. 4. Systematic architecture of optic tectum. Numbers correspond with those used by KAPPERS.

O. N.: Optic nerve fiber. R. C.: Receiving cell. I. C.: Interneuron. E. C.: Efferent cell. T. C.: Transversal cell. E. F.: Efferent fiber. E. C. C.: Neurone efférent en crosse. P.F.: Periventricular fiber.

これは CAJAL によってはとくに区別されなかった層で，硬骨魚類では種類によってはこの層は存在しない。periventricular fiber が走っている層である。

P. RAMÓN や RAMÓN Y CAJAL の命名した第1層は ventricular ependyma で，KAPPERS はこれを中脳蓋と区別している。この層は硬骨魚によく発達している。

フナの中脳蓋の組織像を Fig. 3 に示した。詳細な細胞構造については知ることができないが，視覚系の求心性線維とシナプスを形成すると考えられる細胞の存在がみられる。KAPPERS の知見に基づいて一般的な魚類中脳蓋の細胞構造を模式的に示すと Fig. 4 のようである。

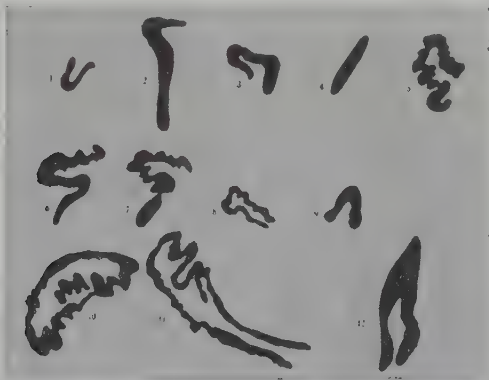
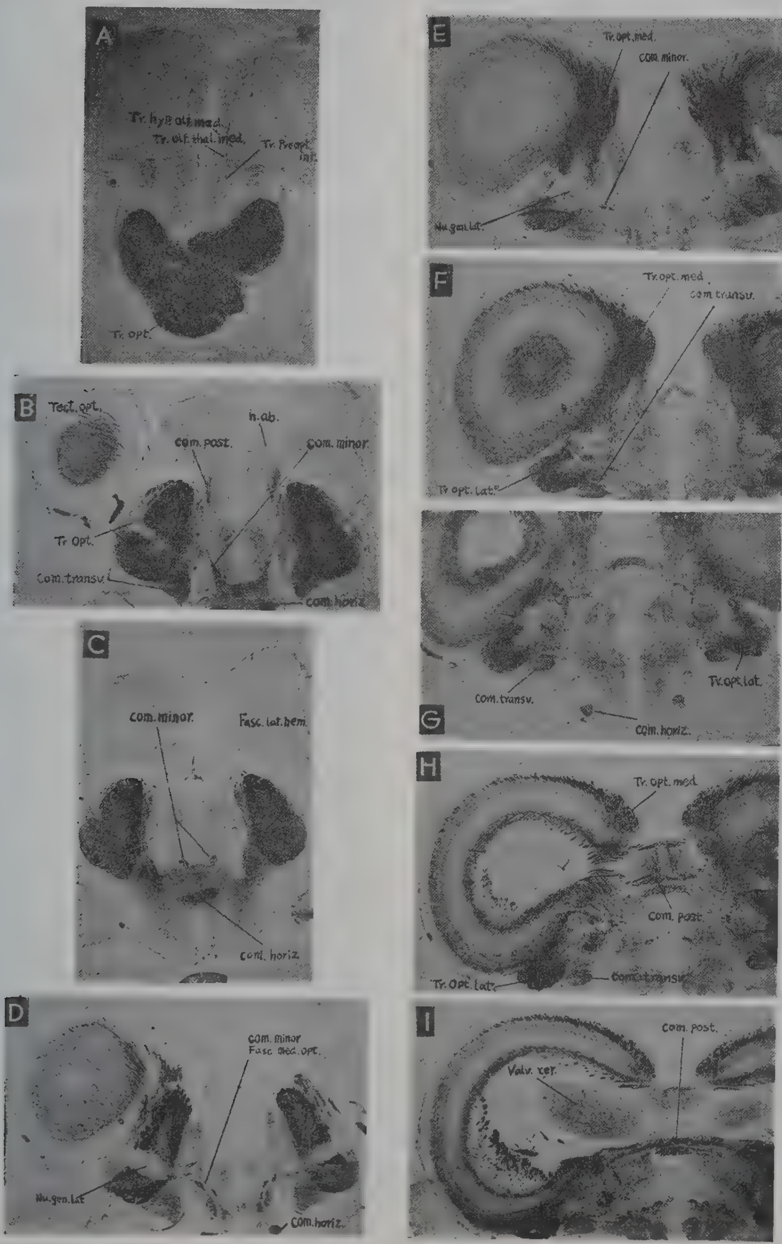


Fig. 5. Various forms of lateral geniculate nucleus in some bony fishes. FRANZ.
1: *Anguilla*. 2: *Clupea*. 3: *Trutta*. 4: *Carassius*. 5: *Exocoetus*. 6: *Caranx*. 7: *Scomber*. 8: *Scorpaena*. 9: *Agonus*. 10: *Trigla*. 11: *Pleuronectes*. 12: *Cyclopterus*.

視束および中脳蓋における神経連絡

魚類においては，視束の神経交叉に際して，いわゆる intermingling はみられないとされている。フナにおいても同様で，左右の視束は互に交叉している。視束の大部分は fasciculus medialis nervi optici となり，前脳の前背部に入り，その途次に commissura minor を随伴する。また一部の視束線維は中脳蓋に入る直前において視丘 (thalamus) に行くものもあり，また一部は外側膝状体 (lateral geniculate body) に入るとされている。外側膝状体の核の形態および大きさは種類によってまちまちで，底棲魚のそれは小さいといわれている。膝状体には網膜の後部から発する視束線維が分布するといわれる。視束は中脳蓋に入る

に際して，2つの分枝すなわち medial optic tract と lateral optic tract とに分れ，それぞれは中脳蓋の stratum opticum に入る。このほかに視覚系に属するものとして Jansen



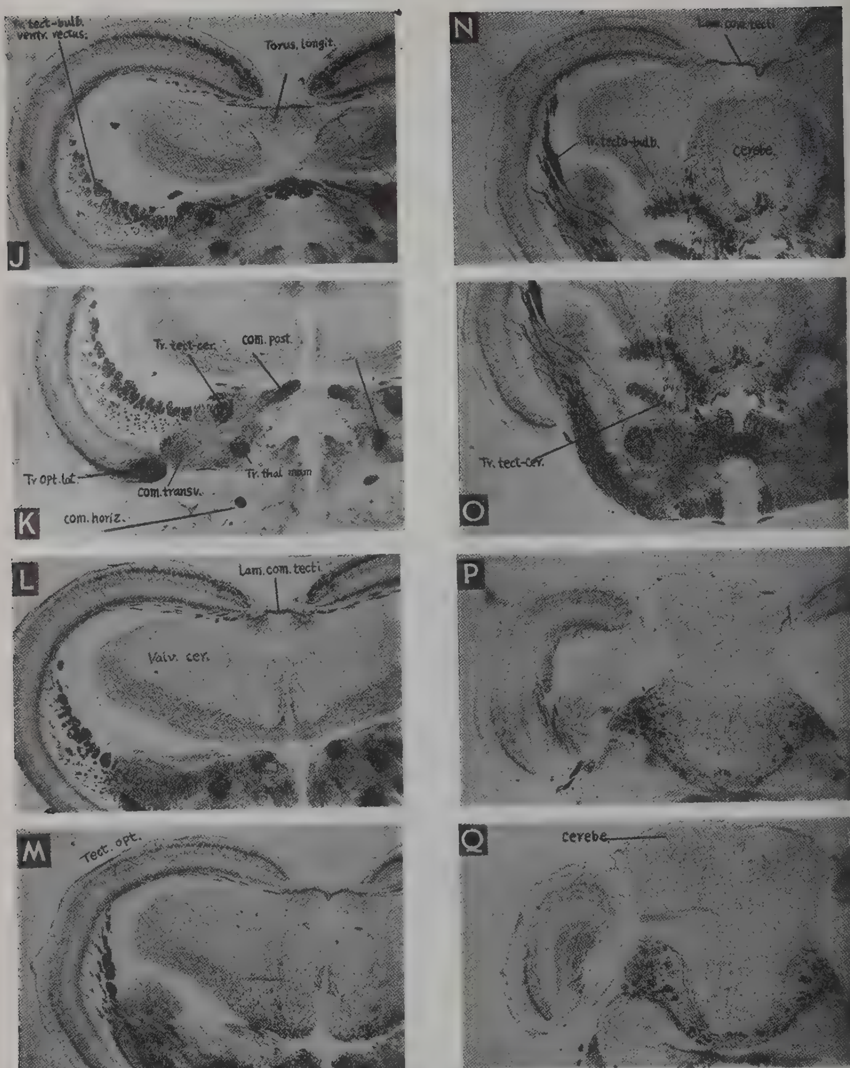


Fig. 6. Transections through various portions of the midbrain in *Carassius auratus*. PAL-WEIGERT method.

Tr. hyp. olf. med., tractus hypothalamo-olfactorius medialis; Tr. olf. thal. med., tractus olfacto-thalamicus medialis; Tr. preopt. int., tractus preoptico-intermedius; Tr. opt., optic tract; Tect. opt., optic tectum; Com. post., commissura posterior; hab., habena; Com. minor, commissura minor; Com. transv., commissura transversa; Com. horiz., commissura horizontalis; Fasc. lat. hem., fasciculus lateralis hemisphaerii; Fasc. med. opt., fasciculus opticus medialis; Nu. gen. lat., nucleus geniculatus lateralis; Tr. opt. med., tractus opticus medialis; Tr. opt. lat., tractus opticus lateralis; Valv. cer., valvula cerebelli.

の faseiculus dorsomedialis, HOLMGREN の tractus recesso-opticus, tractus preoptico-opticus posterior および BELLONICI, KRAUSE の fibrae tectales n. optici があるが，後の3者は一部遠心性線維であるともいわれている。このほか，中脳蓋と連絡をもつ視覚系以外のものとして FRANZ の tractus isthmo-opticus がある。また遠心性線維として tractus tecto-bulbar と tractus cerebellaris がみられる。特に前者は主要な遠心性線維で，その源を，stratum griseum centrale および st. griseum periventriculare の細胞においている。連合経路としては commissura posterior, lamina commissuralis tecti, commissura horizontalis, commissura transversa および commissura ansulata などが存在する。

Fig. 6 はフナの中脳の神経径路であって，視束径路および連合径路を明瞭に追跡できる。medial optic tract に比べて lateral optic tract は後方に至るまで神径束のまま走行しているのが観察される。また tractus tecto-bulbarは後方に行くにしたがって，その発する部位が背面正中線寄りに移行するのが観察される。

III 実 験 方 法

実験材料は主としてフナ *Carassius auratus* (L.) を用い，コイ *Cyprinus carpio* (L.) も時に実験に供した。夜行性魚類としてはウナギ *Anguilla japonica* T. et S., 稀にナマズ *Parasilurus asotus* L. を用いた。本邦産のフナでは形態的変異ばかりでなく，生態的変異も著しいことがよく知られているが，この実験に用いたフナはすべて雲津川や津地方で採集されたギンブナである。フナ・コイでは体長 10cm 前後，ウナギでは体重 200g 前後のものをそれぞれ使用した。

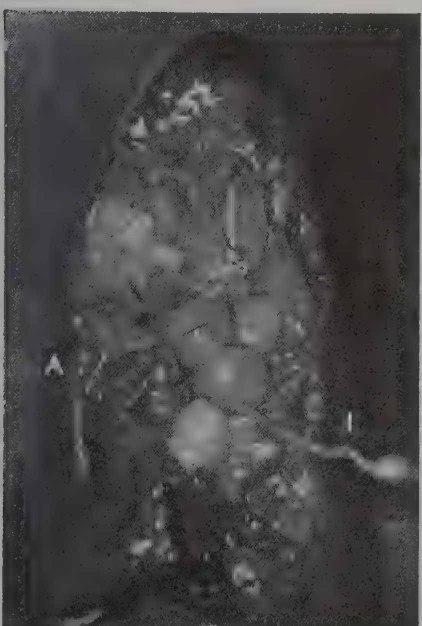


Fig. 7. General arrangement of electrodes in *Carassius auratus*. A: Active electrode. I: Indifferent electrode.

実験期日は11月から3月初旬の冬期にわたるが，その間の水温は 8－12°C の範囲である。冬期に実験を行なった理由は，春から夏・秋にかけて物質代謝の盛んな時期は，応答の時間的経過が速やかで，応答の種々な分析が困難であったこと，および冬期は残生時間が長いためである。

すべて麻酔をほどこさなかったが，麻酔したものとの比較のため，2.5％ウレタン水溶液中に3～5分投入して麻酔し，突発的な呼吸運動を防止するため，迷走神経葉を破壊した標本について実験したが，無麻酔の標本との本質的な差異はみられなかった。無麻酔の標本は脊髄を切断し，注意深く後頭部頭蓋を切開し，硬脳膜に囲まれた脂肪様物質を除去して脳幹を露出させた。供試魚は前脳・小脳・迷走神経葉および延

髄を完全に破壊し，固定台に固定して実験した。照射する眼球は全眼のままで，他の一方の眼球は視束を切断して摘出した。この実験に際しては，明順応は手術前に太陽光に充分明順応させ，明るい電灯の下で手術を行ない，暗順応は少なくとも1時間，完全暗黒に順応させ，暗い赤色光の下で露脳し，電極を装置し，数分間暗黒に順応させてから行なった。

誘発電位(evoked potential)の誘導はすべて単極導出で，関係電極は中脳蓋を圧しない程度に軽く接触させ，無関電極は主として破壊した小脳後部においた。

暗順応した標本による誘発電位の記録は，1回の照射によって明順応し，とくに時間経過の長い照射に対しては明順応の度合が大きく，従って同一標本について連続的な記録は不可能である。しかしながら1/30秒程度の短かい照射に対しては明順応の度合が少なく，数分間暗黒にもどすことによって明順応の効果はほとんど結果的に無視できると考えられる。このことは予備実験によって確かめられた。光照射による誘発電位の記録に際して，測定可能の残生時間は短かく，冬期で約10分で，次第に応答の振巾・潜時・経過時の延長および減少がみられる。一方，視束の電気刺激に対する測定の場合は，信頼できる残生時間ははるかに長く，30分以上可能である。このことは恐らく，中枢における窒息よりむしろ網膜の興奮性が急速に低下することによると考えられる。

網膜活動電位(electroretinogram)の記録は全眼を使用し，附着する組織や眼球から出る視束はできるだけ除去した。角膜縁辺部と眼球後部に電極をあてがって記録し，照射は全面照射を与えた。視束における活動電位の記録は，できるだけ求心端から視束を切断し，電極はできるだけ求心部にあてがって記録した。導出方法は双極誘導である。また時には視束を切断することなく懸垂法によって記録した。

測　定　装　置

1　導　出　電　極

中脳蓋表面からの誘発電位の記録には，直径0.5*mm*の銀—塩化銀不分極電極を使用した。中脳蓋に刺入して深層における電位変化を記録する微小電極は，富田と船石（1952）の方法による外径10μの硝子毛細管に封入した小型銀針微小電極を使用し，これを微動装置によって中脳蓋中に刺入した。網膜活動電位の記録には，主として0.5*mm*の銀—塩化銀不分極電極を使用し，時にはリンゲル溶液に浸たした木綿糸を上記の不分極電極にとり付けて木綿糸を介して導出した。視神経活動電位は0.5*mm*の銀—塩化銀不分極電極により導出した。

2　増巾装置および記録装置

光照射に対する誘発電位の記録には，抵抗—容量結合方式の4段増巾器を使用した。この増巾器の綜合時定数は約1/3秒である。微小電極による記録に際しては，cathode follower型前置増巾器を前記主増巾器に結合して記録した。視束の電気刺激による誘発電位の記録には，刺激電流による artifact を極力小さくするために，古河(1956)の考案した Haapanen 型直流平衡型差動増巾器の一部変更したものを使用した。

光刺激による誘発電位・網膜活動電位および視神経放電の記録には電磁オッシログラフを使用し，H型振動子を用いた，視束刺戟による誘発電位の記録は陰極線オッシログラフによった。

3　刺　激　方　法

i）光　　刺　　激

白色光照射には6V自動車ヘッドライト用電灯を使用し，しぼり・防熱フィルターを通して集光レンズで集光して照射した。単色光照射については後章で詳述するが，光源として200W幻灯用光源ランプを使用し，これに理研ゼラチンフィルターおよび干渉フィルターを組み合わせて単色光を得た。照射時の標示には，光電管による信号を同時記録した。

ii）電　気　刺　激

視束の電気刺激には電子管刺激装置を用い，刺激はすべて矩形波刺激によった。発振回路は陰極結合 multi-vibrator 方式で，遅延発振，二重発振が可能である。単一発振は起動パルスによりオッシログラフの掃引と連動して使用した。任意の矩形波巾を得ることができるが，本実験ではすべて0.1 msec 以下の衝撃をもって刺激した。また出力は完全遊離絶縁を必要とするので，格子変調遊離器を通して刺激を得た。

IV　実　験　結　果

光刺激に対する視覚中枢の誘発電位

照射眼に対して反対側の中脳蓋から，光照射によって誘発電位が記録される。表面から導出される誘発電位は，本質的には変りはないが標本により，とくにその飼育状態によってかなり波形に個体差的変動がみられる。また季節によっても，電位の大きさ・潜時・応答の経過時などが幾分異なってくる。この実験季節による変化は必ずしも温度(水温・室温)による差異とは考えられず，魚自体の生理的状態によって左右されるものと思われる。すなわち冬期に飼育水槽の温度を上昇させても，その応答は必ずしもその水温に相当する季節における応答と同じパターンを示すとは限らなかった。一般に冬期は潜時および全体の電位変化の経過が春より初夏にかけてのものと比べて緩やかで，振巾もやや小さい。このことは剔出眼の網膜活動電位についても同様な傾向が認められ，3月下旬を境として潜時や応答経過時が速やかになる。このような理由のために，一定期間に行なった結果を以て分析を進める必要が認められた。二・三の実験を除き，すべて実験は冬期(水温8°—12°C)に行なったものである。

§1　自　発　性　放　電

中枢神経系においては自発性放電がみられるのが常である。いま電極を中脳蓋中央部に置いて単極誘導を行なうと，静止時においても Fig. 8 に示したような色んな型の自発性活動が記録される。このような自発性放電はしばしば30μV の大きさを示す場合がみられたが，脳幹を露出してからは，時間とともに振巾が減少する傾向がみられる。Fig. 8・A の自発性放電は速やかなスパイク状の放電からなっており，これはむしろ本来の自発性放電というよりも，筋活動の加わったものと想像される。そしてB—Eに

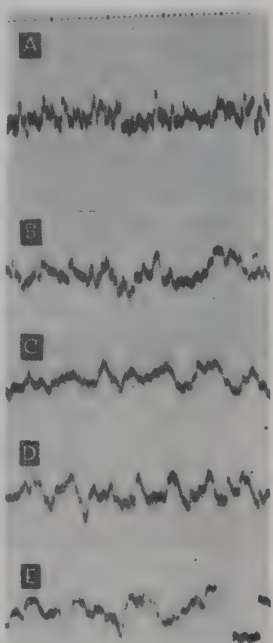


Fig. 8. Spontaneous discharge recorded from the surface of tectum in *Carassius*. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30μV.

示したような 8 cycle/sec. から 12 cycle/sec. の緩やかな周期的な波が中脳蓋における本来の自発性放電であろう。

§2 明順応時の誘発電位

光刺激による誘発電位は網膜の光に対する順応状態によって変化する。上述したように，露脳直後はしばしば自発性放電が著明であり，光照射による誘発電位にこれが混入して，詳細な分析が困難である。このため自発性活動が幾分，低下してから光照射を与えた。Fig. 9・A は明順応したフナの右眼に白色光瞬間照射を与え（約 $1/30$ 秒），左半球の中脳蓋表面の中央部から誘導した誘発電位の典型を示したものである。記録において，上方への電位変動は誘導電極側が陰性になったことを示す。光照射により40ないし50 msec の潜時を経て，表面陽性の変動に始まる多相性の応答がみられる。その電位は小さく，また応答の持続時および応答に含まれる個々の成分波の経過時は，哺乳類の皮質に誘発される電位変化に比べて非常に長く， 全体の持続時は 200ないし250 msec に達する。

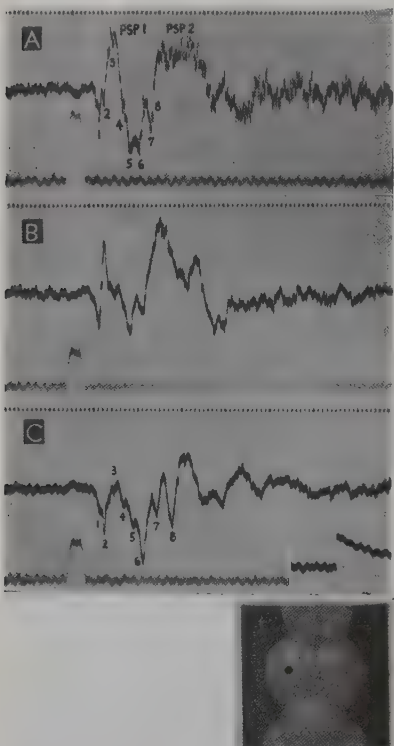


Fig. 9. A and B, typical responses in photopic *Carassius* to white light flash from the middle portion of the tectum contralateral to the illuminated eye as shown in the scheme. C, an example of the response, showing less prominent surface negative components, but positive ripples are clearly visible. Negativity upward. Time mark $1/120$ sec. Voltage calibration 30 μV.

明順応魚の応答は一見して 2 つの成分から成りたっていることが認められる。すなわち最初に現われる陽性電位から始まって，16ないし25msec. の間隔で現われる一連の表面陽性の棘状波がみられ，これらがさらに別の成分と考えられる表面陰性の緩電位に重畳している。 Fig. 9・C は表面陰性の緩電位が偶然著明に現われず，陽性波が明瞭にみられた 1 例を示した。陽性棘状波は多数例からみて大体 8 つの棘状波の連続からなっており，いまこれらの棘状波を下方向き（陽性）の頂点を以てそれぞれ 1・2・3・4・5・……8 波と命名する。 なかには棘状波のうちいずれか，とくに表面陰性変動に重畳する棘状波が不明瞭な場合があったが，これは緩やかな陰性成分にかくれて見分けにくいことによると考えられる。これらの棘状波の時間的特性を潜時であらわし，多数の測定例から各棘状波についてそれぞれの平均値の信頼限界(fiducial interval of mean) を示すと Table 1・Fig. 10のようになる。以下の実験において棘状波の同定はこれらの平均値に基づいて統計的に行なったものである。

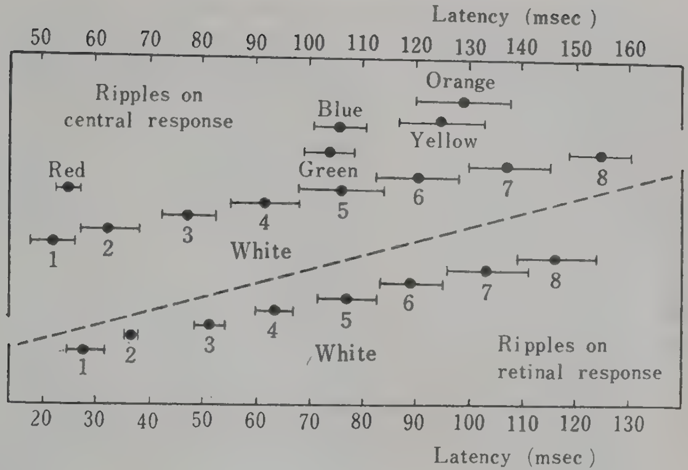


Fig. 10. Mean latency of each ripple superposed on the central and retinal responses. Fiducial interval of the mean is indicated by horizontal lines.

Table 1. Mean latency of each ripple superposed on the central and retinal responses.

Central response

Ripples superposed on response	1	2	3	4	5	6	7	8
$\bar{x}$	51.8	62.4	77.2	91.3	105.6	120.0	136.9	154.2
$u\sqrt{\frac{F}{N}}$	4.16	5.76	5.52	6.32	8.00	8.08	8.08	6.32

Ripples superposed on response	Red	Green	Blue	Yellow	Orange
$\bar{x}$	54.4	103.3	105.6	124.0	128.1
$u\sqrt{\frac{F}{N}}$	2.96	4.80	5.68	8.64	9.10

Retinal response

Ripples superposed on response	1	2	3	4	5	6	7	8
$\bar{x}$	28.0	36.8	51.2	63.2	76.8	88.8	103.2	116.0
$u\sqrt{\frac{F}{N}}$	3.92	1.12	2.96	3.20	5.36	6.00	8.00	8.00

$\bar{x}$: Mean latency in msec. $u\sqrt{\frac{F}{N}}$: Fiducial interval of mean. u: Standard deviation. F: Variance ratio. N: Number of material. $1-\alpha=0.95$

Fig. 9・A に見られるように，1 波に続いて表面陰性変動が現われ，その上に 2・3・4 波が重畳している。1 波に続く表面陰性変動を仮りに初期陰性成分 (PSP 1) と命名する。なかには 2 波が著明で，初期陰性成分が 2 波に続いて現われるような場合もみられた。中脳蓋表面中央部から記録する場合には，この初期陰性成分が現われるのが常であり，そして明順応状態にある限り 7 波，なかには 6 波あたりから第 2 の陰性成分が現われる。この第 2 の陰性成分を後期陰性成分 (PSP 2) と名付けておく。初期陰性成分はその経過が比較的速やかであるが，後期陰性成分は緩やかで，しかも明順応時，白色光照射によって最も著明に現われる成分である。後期陰性成分の頂点時から Fig. 9・A にみられるように連続的なスパイク放電がしばしば観察された。

つぎに瞬間照射による誘発電位の on 応答と off 応答との区別についてであるが，1/30 秒程度の瞬間照射では明らかに網膜活動電位において， on 応答に直ちに続いて off 応答 (d 波) がみられる。また光照射による視束の放置においても off 効果がみられる。これらのことから考えて，視覚中枢に誘発される電位変化にも当然 off 効果の出現が期待され，上述した応答のうち，後期陰性成分あたりは off 効果による成分ではないかという疑問が生じる。しかし Fig. 11・B に示したように，後期陰性成分は長時間照射によっても依然その相に見られることから，明らかに後期陰性成分は on 応答に包含されるものである。そして Fig. 9・A には明らかではないが，Fig. 11・A においては後期陰性成分に続いて明瞭に off 応答がみられる。Fig. 9・A に off 応答が不明瞭であるのは，冬期においては網膜活動電位にも d 波が比較的小さく，一般に冬期には off 応答が顕著に現われないためではないかと考えられる。

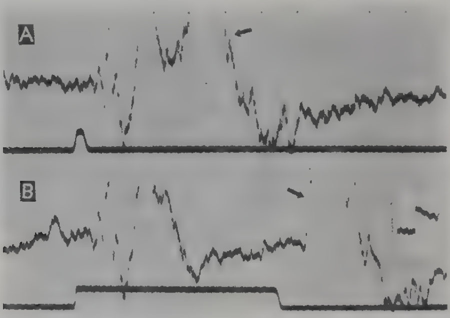


Fig. 11. Comparison between the responses evoked by white light flash with short (A) and long (B) durations. Arrows indicate the off-responses. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

§3 暗順応時の誘発電位

暗やみに順応することによって，受容器における暗視過程 (scotopic process) の興奮性が高められ，したがって同じ刺激に対しても暗視過程の抑制されたような状態にある明順応時とは異なった応答が中枢においても誘発されることが予想される。記録方法と刺激方法は明順応時の場合と全く同様である。

Fig. 12・I に示した例は，別々の標本から得られた暗順応時の白色光刺激に対する誘発電

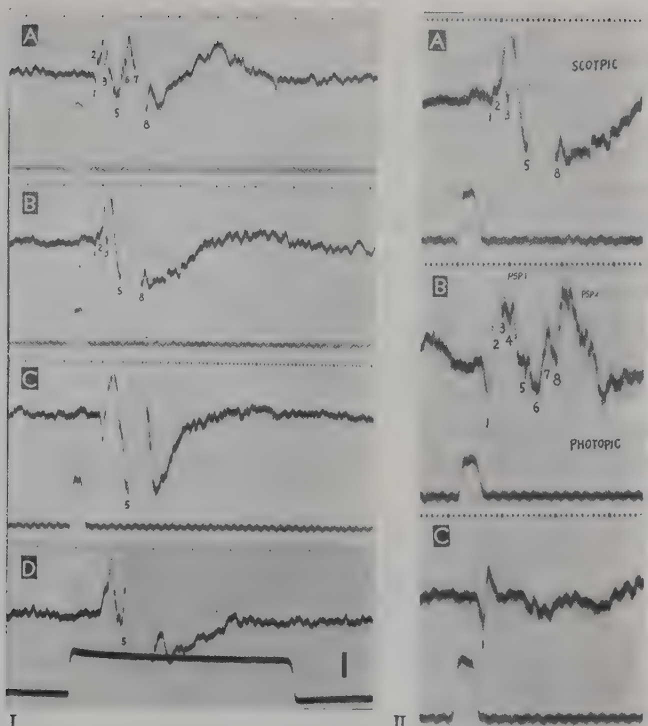


Fig. 12. Records in I showing the responses to white light flashes from the surface of the middle portion of the tectum in scotopic *Carassius*. Record B in II, response taken from the photopic fish. In record C in II taken immediately after recording trace A in II, note that latency decreases and gets coincident with that of the response from the photopic fish. Time mark $1/_{120}$ sec. Voltage calibration 30 μV.

位で，すべて照射眼と反対側の中脳蓋中央部から記録されたものである。まず暗順応することによって応答の潜時が明順応のそれよりやや長くなるのが観察される。Fig. 12, II・B は明順応時の誘発電位を対照として示したもので，本例では約 15 msec. の潜時の増大がみられる。明順応時では 1 波の陽性変動に続いて初期陰性成分がみられ，続いて陽性側に振れ，そのレベルで 4・5・6・7 の諸棘状波が重畳し，そしてこれに続いて後期陰性成分が現われるのであるが，暗順応時ではこれと異なり，潜時の増大以外に初期陰性成分の振巾がやや小さく，かつ 1 波も小さい傾向がみられた。そして棘状波のうち，とくに 5 波に相当する陽性変動が著明に大きく現われるのが特徴で，直ちに陰性変動がこれに続く。この 5 波に続く陰性変動は大きく，そのたち上りおよび下降が急峻で，記録からはみ出すことがしばしばである。そして 8 波に当たる棘状波がその下降した相にみられる。明順応時に陽性のレベルでみられた 6・7 波は，急峻な陰性変動にかくれて見分けにくいか，あるいは存在しても陰性変動の高まりの相に重畳してみられる。さらに明順応時の応答との顕著な相違は，明順応時に現われる後期陰性成分がみられず，むしろ逆に 8 波以降から陽性変動となっていることで

ある。

つぎに暗順応魚で照射を与え，さらにこれに続いて30秒後に2回目の照射を与えると，Fig. 12, II・C, Fig. 17・B および Fig. 15に示したような応答が得られ，短時間に継続して刺激を与えると，暗順応魚では2回目以降は小さな応答しか得られない。これは明らかに前照射による急激な明順応の結果であって，前照射に対する応答に比べて1波の振巾が増大し，それ以下の成分は非常に小さくなってしまい，少なくとも陰性成分は現われない。そして1波の潜時は前照射の場合のそれよりも短縮し，ちょうど明順応時における応答の潜時と相等しくなるのがみられた (Fig. 12, II・B・C)。この事実からも，暗順応によって潜時が増大することが再確認される。さらに1回目の照射でみられた初期陰性成分以降の成分は，2回目以降の照射に対して著明に減少するにもかかわらず，1波（あるいは2波も）の振巾が不変であるかあるいは逆に増大する傾向がみられることから，少なくとも1波（あるいは2波も）は明視 (photopic vision) に関連をもつ成分ではないかと考えられる。つぎに暗順応時の誘発電位で，8波に続いて陽性変動に移行するが，それから再び緩やかではあるが表面陰性の変動がしばしば現われた。Fig. 12, I・A にこの現象がみられるが，Fig. 13・A にとくに著明にみられる。

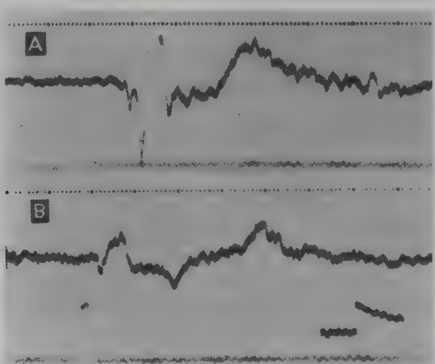


Fig. 13.　A, response in scotopic *Carassius*.　B, response taken immediately after rapid light-adaptation in the scotopic fish.　In both traces, note appearance of the delayed negative component.　Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

§4　off 応答および照射時間の誘発電位に及ぼす影響

前述したように白色光の瞬間照射を明順応魚に与えた場合，後期陰性成分に続いてもう一つの陰性変動すなわち off 応答が生ずるが，冬季においては瞬間照射ではしばしば個体によって off 応答が明瞭でない場合があった。しかしながら長時間照射では常に明瞭な off 応答がみられる。40ないし60 msec. の潜時で表面陰性の off 応答が観察されるが，on 応答に比べて波形は単純である。Fig. 14・II に示したように単一の陰性変動がみられ，場合によってはこれに続いて連続した陰性波がみられ，Fig. 14, II・E にみられるように off 応答に2つの陰性成分が存在する場合もみられたが，白色光では一般に2つの陰性成分のうち，後方の成分は顕著ではない。

暗順応時の off 応答は多くの場合全く認められないが (Fig. 12, I・D), 前照射後に与えた刺激に対しては Fig. 15 にみられるようにずっと遅れてわずかに陰性側に振れる電位変化が現われる場合があった。そしてその潜時は標本によって大きな変動がみられる。

on 応答の照射時間による差異についてみると， Fig. 11 に示したように瞬間照射，長時間照射の何れの場合においてもそれぞれの成分の形状・時間的要素が全く変わらない場合と， Fig. 16 に示したように長時間照射の場合，後期陰性成分が瞬間照射の場合に比べて幾分遅延して現われる場合とがみられ，それぞれ同程度の割合で観察された。

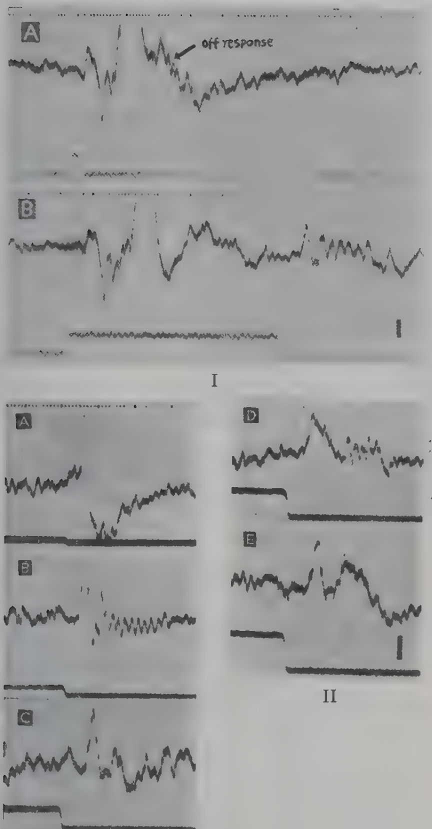


Fig. 14. Off-responses to white light flash. Records in II showing various off-responses recorded from the middle portion of the tectum. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

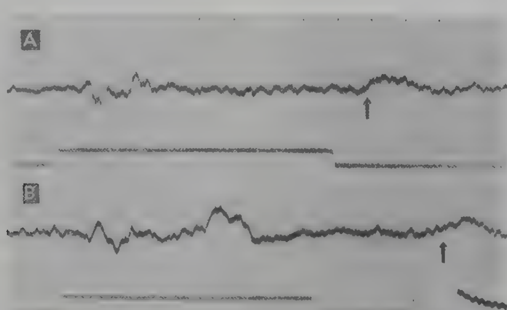


Fig. 15. Examples of off-response in the response taken immediately after the rapid light-adaptation in scotopic *Carassius*. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

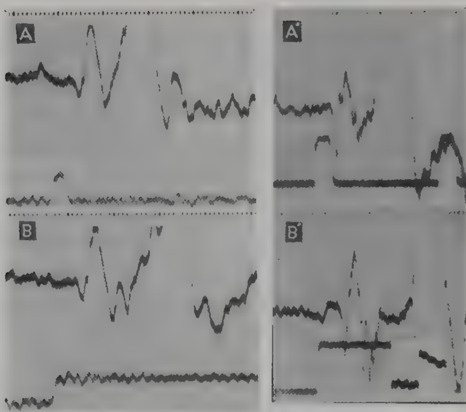


Fig. 16. Comparison among the responses evoked by white light flash with short (A, A′) and long (B, B′) durations, especially with respect to the latency of the second surface negative component. Time mark $1/120$ sec. Voltage calibration 30 μV.

§5 照射強度と誘発電位

網膜活動電位は照射光の強度によってその波形が異なり，異なった成分が刺激強度に応じて選択的に現われることはよく知られた事実である．網膜活動電位に明視・暗視成分が区別されてきたように，視覚中枢における応答にも，末梢における明視・暗視過程の興奮に基づく応答が区別されるかどうかを知ることは後述する色覚過程を追求する上にも重要な問題である。Fig. 17・A は角膜上における照度 800 lux の照射光による誘発電位で，Bは 0.1 lux の光による誘発電位を示した。低照度照射では5波以降の棘状波および後期陰性成分から成る応答を示し，1波から4波がみられないか，あるいはその存在が不明瞭で，初期陰性成分は現われない。そして潜時に関する限りは，強度による応答の差異は認められなかった。すなわち照射強度によって潜時の短縮・遅延はみられず，強度の変化によって応答の成分が選択的に消長するだけである。そして記録にみられるように，強度が $1/8000$ に減じても後期陰性変動の振巾はそれに比例して減ずるようなことはなかった。

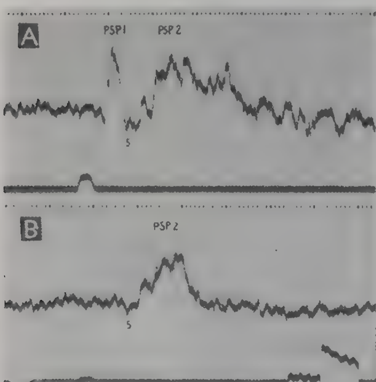


Fig. 17. Comparison between the responses evoked by white light flash with high (A) and low (B) intensities. Time mark $1/120$ sec. Voltage calibration 30 μV.

§6 Procaine, strychnine および nicotine の誘発電位に対する効果

明順応時，白色光照射で得られる誘発電位に一見して2つの成分，すなわち表面陽性を示

す一連の棘状波と，表面陰性の緩電位成分がみられるが，これらの成分の性状および中枢内における発生起源を知る目的で procaine, strychnine および nicotine の塗布実験を行なった。

1) Procaine の作用　局処麻酔剤 procaine の中脳蓋表面塗布によって，誘発電位の構成成分に選択的影響がみられる。1.5% procaine hydrochloride を浸たした濾紙片を中脳蓋上に置き，2分後にこれを除去し，時間的に電位変化の消長を観察した。Fig. 18 はその1例を示したものである。表面陽性の棘状波は procaine の塗布に対して抵抗が強く，10ないし15分経過しても消滅することがない。棘状波のうち，とくに初期のもの，恐らく1・2・3 波に当たる波が抵抗性がとくに大であって，それ以下の棘状波は時間の経過とともに減少するのが観察された。そして時間の経過とともに残存する棘状波の潜時は，幾分増大するのがみられた。これに反して，表面陰性の緩電位は procaine の処理によって急速に消失するのがみられた。記録にみられるように最後まで残存する陽性波が，procaine 処理前の対照における初期陰性成分に先行する陽性波と比べて，一見，その経過時が増大しているよ

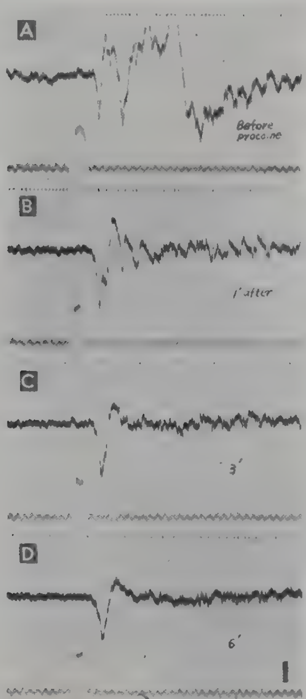


Fig. 18. Series of records showing effect of the response of local application of procaine to surface of the tectum in *Carassius*. Records B-D were taken after procainization at intervals indicated under each trace. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

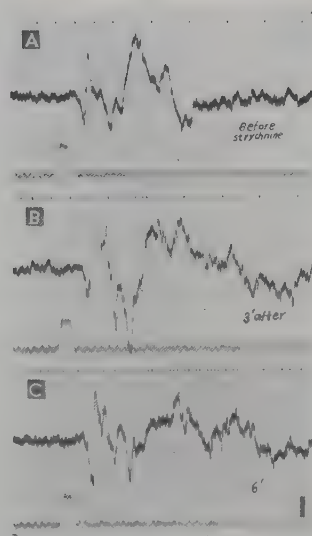


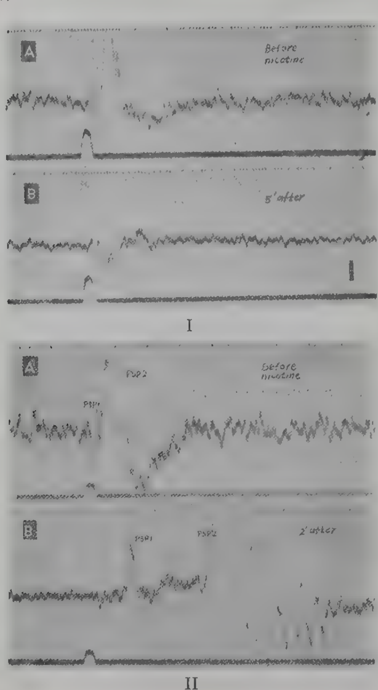
Fig. 19. Series of records showing effect of the response of local application of strychnine to surface of the tectum in *Carassius*. Records B and C were taken after application of strychnine at intervals indicated under each trace. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

うにみえるが，これは初期陰性成分の消失にともなって陰性成分に重畳する2・3波が相対的に著明に現われるためと見なすべきであろう。

2) Strychnine の作用　strychnine の中枢神経系に対する作用機序は未だ明らかでないが，Chang と Kaada (1950) はネコの視束電気刺激に対する皮質の視覚領における応答のうち，その発生起源を中枢ノイロンにもつ成分は strychnine の処理によって著明に影響を受け，増強 (facilitation) がおこることを報告している。そして一方，それに先行する膝状体—皮質ノイロン系の活動による成分は影響を受けなかった。

フナの視覚中枢の誘発電位に対する strychnine 効果をみると，ネコの場合のように著明な増強作用はみられないのが普通であり，わずかに表面陰性成分の増大がみられたにすぎなかった。3％ strychnine nitrate を浸たした濾紙片を中脳蓋表面に3分間置き，その後，時間的に誘発電位の消長をみた。その1例を Fig. 19 に示した。処理後3分の記録では初期陰性成分の増大がみられるが，本例では後期陰性成分には著明な影響がみられていない。そして6分後ではかえって電位の減少が起こるのが観察された。このように，初期においては増強が起こり，時間の経過とともに振巾が減少するという現象については，本川ら (1958) も，コイの視束刺激による誘発電位に対する d-tubocurarine, stryehnine の効果について観察している。また記録にみられるように， strychnine によって緩電位の増強以外に，スパイク状電位の増加が起こるのが観察された。

3) Nicotine の作用　シナプス遮断剤の nicotine の効果をしらべた。0.5％の nicotine



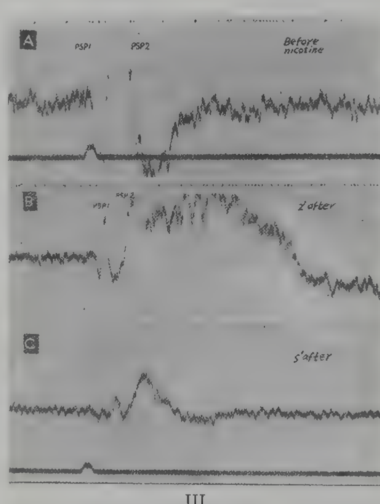


Fig. 20. Three examples of the effect of the response of local application of nicotine to surface of the tectum in *Carassius*. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

を中脳蓋に作用させ，1ないし1.5分後にこれを除去し，時間的にその効果を追求した。その作用は個体によって若干異なり，代表的な結果を示すと Fig. 20 のようである。本実験は初夏に行なったものであり，そのため全体の経過時が冬期のものに比べて速くなっている。Fig. 20・I の例では比較的急速に表面陰性成分の選択的消失がみられ，陽性電位だけが残存している。IIの記録では2分後において処理前に比べて潜時および経過時ともに著しい延長がみられ，とくに後期陰性成分に続いて著明な連続的振動電圧がみられる。IIIの例では2分後において，電位の振巾が減少し，かつ潜時もやや増大しており，全体の経過時も延長している。そしてとくに著しい点は後期陰性成分に続いて，もう1つ別の成分として緩やかな陰性変動が現われていることである。そして5分後になると，さらに電位の振巾は減少しているが，Iの例のように陰性成分が全く消失するようなことはなかった。しかし後期陰性成分に続いてみられた陰性電位は5分後ではみられない。

§7　中脳蓋に対する機械的な圧の影響

中脳蓋に圧を加えると，誘発電位の陰性成分は消失し，陽性の棘状波だけが残る。すなわち procaine の局所適用の場合と同様な結果となる。また中脳蓋を注意深く破壊し，その破壊した部位に電極を置いて記録すると，しばらくの間，陽性電位だけからなる電位変化が記録され，やがてこれも消失する (Fig. 21)。これらの事実は明らかに表面陰性電位と陽性電位とは生理的性状を異にする2つの誘発電位構成成分であって，また両者はその発生起源を異にするものであることを示している。

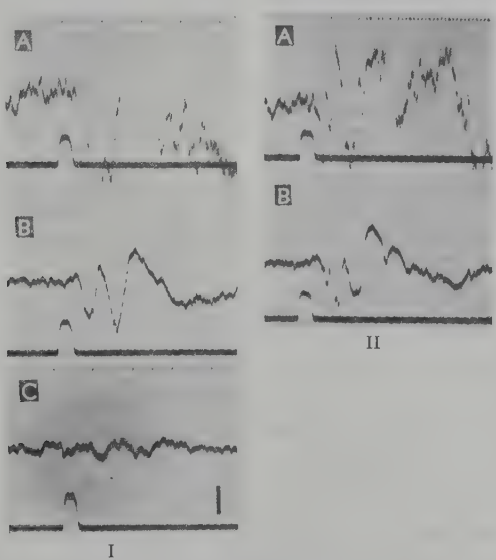


Fig. 21.　Examples of the response to white light flash taken before (A) and after (B and C) destroying the tectum in *Carassius*. Time mark $1/_{120}$ sec. Voltage calibration 30 μV.

§8 微小電極による誘発電位の記録

小脳を注意深く破壊切除して，この部分から前方に銀 塩化銀電極の尖端部だけを露出させ，残りはエナメルで絶縁された電極を中脳蓋底部 (ventricular surface) にさし入れて誘発電位を記録すると Fig. 22 に示した記録が得られる。すなわち中脳蓋底部においては誘発電位のうち，陽性電位は不変であるが，表面陰性成分に相当する相は逆に陽性変動となり，ちょうど中脳蓋表面で得られる陰性電位は底部では逆の極性を示す。しかしながら記録にみられるように，表面誘導のものとは完全な鏡像関係を示すのではなく，底部からの電位はその振巾が小さく，初期陰性成分に先行する陽性電位は，初期陰性成分の極性反転のため経過時が長くなっている。

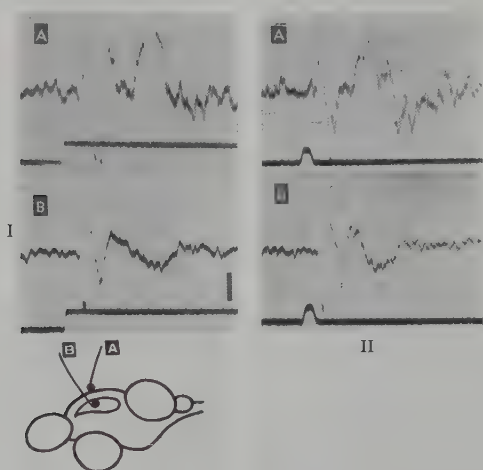


Fig. 22. Examples of the responses recorded from the outer surface (A) and the ventricular surface (B) of the tectum in *Carassius*. The scheme shows loci for active electrode. Time mark $1/120$ sec. Voltage calibration 30 μV.

そこでつぎに，微小電極を中脳蓋表面からさし入れ，中脳蓋各層における電位変化を記録することによって，誘発電位に現われる諸成分の発生起源を追求した。

電極の尖端の中脳蓋内部における刺入位置の確認は，組織の弾性的性質のため正確な値を知ることは困難である。 Fig. 23 に示したように，電極をさし入れていくにしたがい電位の振巾は減少し，200μ ないし300μ 附近で電位は最小の値を示す。この附近ではしばしばスパイク状の放電が増加し，なかには誘発電位はきわめて小さく，主としてスパイク放電だけが照射によって現われるような例もみられた。そしてさらに電極をおし進め，中脳蓋底部近くに達すると，表面陰性緩電位の極性の反転がみられる。表面陰性成分のうち，初期と後期陰性成分のいずれが早く，すなわち，より浅層において極性の反転が起こるかについては，正確なことはわからなかったが，多くの例からみて，ほとんど差が認められなかった。

§9 誘発電位の局所的差異

誘発電位は中脳蓋表面の誘導する部位によって全く異なった波形を示すことが見いだされ

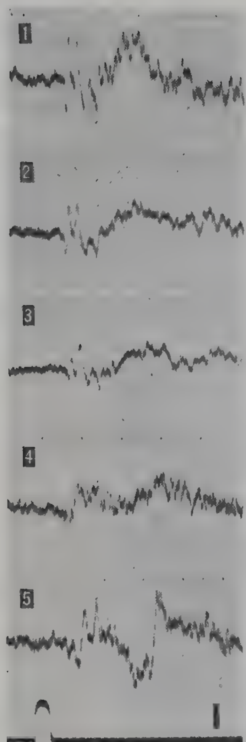


Fig. 23. Series of records taken at various depths from the middle portion of the surface of the tectum in response to white light flash. Time mark $1/120$ sec. Voltage calibration 30 μV.

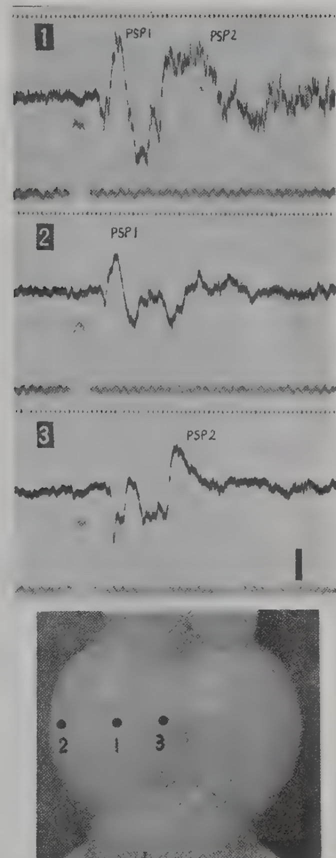


Fig. 24. Typical responses recorded from the outer (2) and inner (3) sides of the tectum contralateral to the illuminated eye in photopic *Carassius*. Time mark $1/120$ sec. Voltage caliporaton 30 μV.

た。いま，電極を中央部に置いて記録すると，Fig. 24•1 の様な応答が得られるが，電極を中脳蓋の外側方に移動させ外側部（電極配置図の2点）において記録すると，中央部（1点）における誘発電位に比べて電位の大きさはやや小さいが Fig. 24•2 が得られる。そして中脳蓋左右両葉の境界部位，すなわち medial optic tract が走行する側の内側端（3点）では，やはり通常，中央部からの記録に比して電位は小さいが，Fig. 24•3 のような応答が記録される。以下，中脳蓋の外側部寄りの記録部位を外側部位，境界部位における記録部位を内側部位と呼ぶことにする。外側部位からの記録をみると，初期陰性成分が中央部からのものに比べてそのたち上りが早く現われており，一見して潜時が短いようにみうけられる。そして中央部からの記録では，初期陰性成分に続いて陽性の変動がみられるが，外側部位では

この相に逆に陰性の変動がみられる。そして後期陰性成分に相当する相は逆に陽性変動を示し，それに続いて再び陰性成分がみられる。一方，内側部位における電位変化をみると，陰性成分は後期陰性成分だけであって初期陰性成分はみられず，逆に陽性の変動を示している。そしてそれぞれ内側・外側両部位での電位変化は棘状波を除いて全くその電位極性が逆の関係になっており，一方の側における電位変化と逆の極性のものが反対側の領域において記録される。そして中央部における電位変化は最大の振巾の電位を示すばかりでなく，それぞれ両側における応答の成分から合成されたようなパターンになっている。つぎに中脳蓋の前部および後部における記録をみると， Fig. 25, 4•5 にみられるように，本質的に外側部位における応答と同じパターンの電位変化が得られる。解剖学的に視束は中脳蓋に投射するに際し，medial optic tract と lateral optic tract の 2 分枝に分かれて中脳蓋の異なった領域に分布し，それぞれのシナプス前線維 (pre-synaptic fiber)を送っている。したがって同じ中脳蓋半球上でも異なった視束分枝の投射する 3 部位では異なった応答が得られることは当然予期される。しかしながら，用いたフナの中脳蓋はその長径が約 4 *mm*，短径が約 3 *mm*の楕円状のものであり，このような小さな領域において，しかも比較的太い電極でもって上述のよ

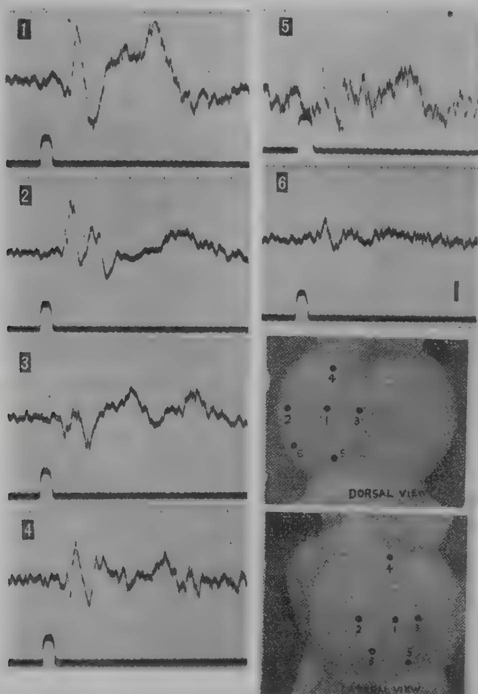


Fig. 25. Responses recorded from different parts of the tectum in photopic *Carassius*. Numeral at the upper left corner in each trace represents location of point at which potential is obtained, as shown in the schemes. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

うな局所的に異なった電位変化が記録されるという点に関して，容積伝導体における電場的な効果の影響も予想しなければならない。いま，視束分枝の一方を切断して誘発電位を記録すると，それぞれの分枝によって支配されている領域はかなり明瞭に分かれており，それぞれの分枝の投射する領域の境界を示すと，Fig. 26 に点線で示したようになる。そして中央部に誘発される電位変化は lateral optic tract の切断によってその影響を受けず (Fig. 26・III)，一方，medial optic tract の切断によって外側部位における誘発電位は本質的に形状が

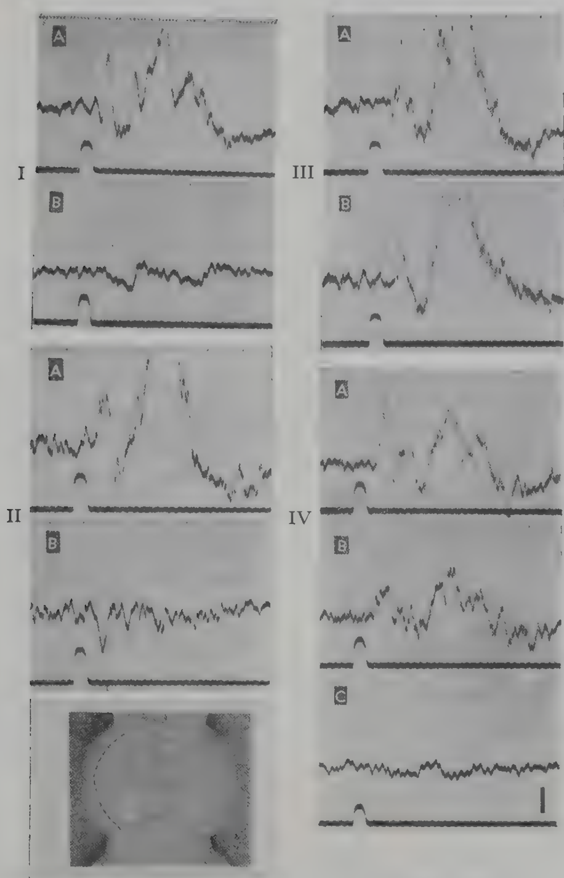


Fig. 26. I, records of the response taken from the middle portion of tectum before (A) and after (B) destroying the tectum contralateral to the illuminated eye. II, records taken from the middle portion of tectum before (A) and after (B) sectioning the medial optic tract. III, records taken from the middle portion of tectum before (A) and after (B) sectioning the lateral optic tract. IV, records taken from the outer side of tectum before (A) and after (B) sectioning the medial optic tract, and after (C) sectioning both optic tracts. In the scheme, the boundary between the two areas connected with the medial and lateral optic tracts is illustrated by the broken line. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

変化する様なことはなかった (Fig. 26, Ⅳ・B)。しかしながら分枝の切断によって，その分枝の投射する領域では誘発電位の消失がみられた (Fig. 26, ⅡおよびⅣ・C)。また中脳蓋を局所的に破壊することによっても同様な結果が得られた (Fig. 26・Ⅰ)。これらのことから考えると，部位的に記録された電位変化は，ほぼその部位における局所的な応答と見なしてさしつかえがないと考えられ，また他の領域の興奮に基づく電場的な影響もほとんど無視してさしつかえがないと考えられる。そして中央部・内側部位および後方部位で記録される応答は medial optic tract を，外側部位および後外側部位での応答は lateral optic tract を上行する求心性衝撃によって誘発されるものであることが結論される。

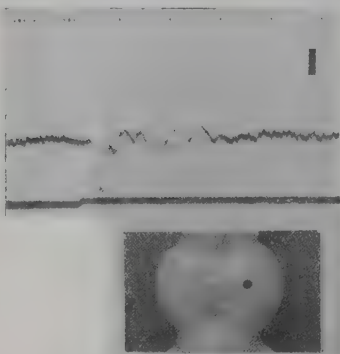


Fig. 27. Surface positive potential recorded from the tectum on the same side as the illuminated eye in response to white light flash. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

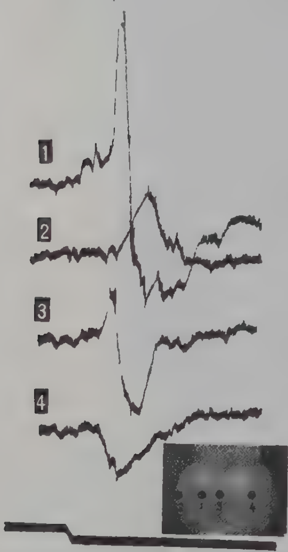


Fig. 28. Comparison among the off-responses recorded from different parts of the tectum in *Carassius*, as shown in the scheme. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

つぎに誘導電極を照射眼に関して同側の，すなわち非興奮側の中脳蓋表面に置いて電位変化を記録すると，その電位の振巾は小さいが，Fig. 27 に示すように表面陽性電位だけが記録され，陰性成分はみられない。また小脳表面からも同様に陽性電位だけが記録される。

off 応答の部位的な差異についてみると (Fig. 28)，照射眼と反対側の中脳蓋中央部および内側部位における off 応答は同じ波形で，陰性→陽性の2相性を示し，外側部位からのものは逆に中央部の off 応答の陽性変動の相が陰性変動となっている。一方，非興奮側の同側中脳蓋（また小脳上においても）では on 応答におけると同様に陰性電位はみられず，照射眼に関して反対側の中脳蓋中央部における off 応答の陰性電位の相に一致して陽性電位だけがみられる。

暗順応魚における誘発電位の局所的差異をみると，外側部位からは Fig. 29, Ⅰ・Ⅱ の記録2，内側部位からは記録3の応答が得られる。そして両側から記録される応答は，それぞれ互に相反する電位極性を示すことは明順応時の場合と同様の傾向を示している。しかしながら明順応の場合と異なり，暗順応時ではいずれの部位から誘導しても，明順応時にみられるような後期陰性成分はみられなかった。

つぎに明順応時，外側部位から記録され

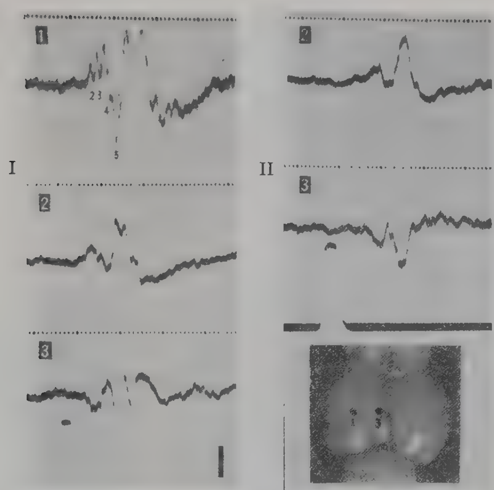


Fig. 29. I, responses to white light flash recorded from different parts of the tectum in scotopic *Carassius*. II, responses taken from another preparation. Time mark $\frac{1}{120}$ sec. Voltage calibration 30 μV.

る応答について，瞬間照射と長時間照射とによる応答の差異についてみると， Fig. 30 に示したように，陰性変動のうち，第3の陰性成分は長時間照射の場合現われない。そしてIの例からみると，第3の陰性成分は off 応答を思わせるが，また一方，他の例からみるならば第3の陰性成分は長時間照射によってその出現が抑制されるのではないかと考えられる。この第3の成分の性状および誘発機制に関しては，今のところ確かなことは不明である。

Fig. 31 は明順応魚で，外側部位に微小電極を刺し入れて記録した誘発電位の記録である。中央部におけると同様に，表面から 300μ 以下の深層において陰性成分の極性の反転が観察される。そして電極をさらにおし進めると，記録5に示したように神経放電を思わせるスパイク放電が記録される。これは確かなことは不明であるが，恐らく中脳蓋からの遠心性線維の放電が記録されたものと考えられる．中央部においては，これに対応する層からこのような放電は記録されないことと，中脳蓋の構造から考えて，恐らく ventral tecto-bulbar tract の放電が記録されたものと考えられる。

論　　議

あらゆる動物の脳や神経細胞群に遅電位が自発的に発生することはすでによく知られた事実である．Enger (1957) は無傷の codfish (*Gadus callarias*) で中枢各部の自発的な活動を記録しており，無麻酔の状態で最も普通にみられるものは 8 ないし 13 cycle/sec. のものであって，この波は視葉において最もよく記録されると報告している。前述したように，露脳したフナの中脳蓋表面から速やかなスパイク状の放電以外に，新鮮な標本では比較的規則的な緩やかな電位変化が静止時に記録されたが，これは Enger の観察した "spontaneous EEG" に相当する本来の自発性放電と考えられる。筆者の場合，スパイク状の速波が同時に

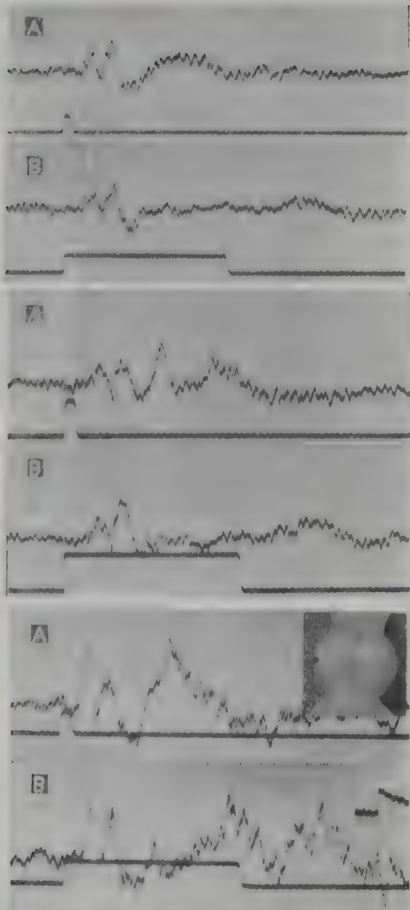


Fig. 30. Comparison between the responses to white light flash with short and long durations, which were recorded from the outer side of tectum. Note the disappearance of the third negative deflection in response to long flash. Time mark $\frac{1}{120}$ sec. Voltage calibration 30 μV.

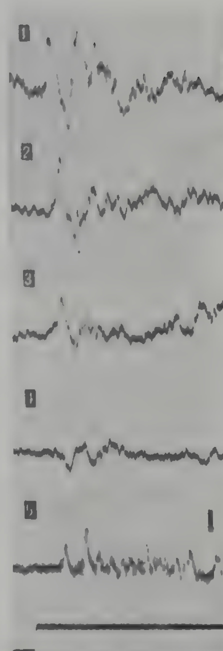


Fig. 31. Series of records taken at various depths from the outer side of tectum in response to white light flash. Time mark $\frac{1}{120}$ sec. Voltage calibration 30 μV.

観察されたが，これは筋活動に由来するものもあろうが，全く中枢以外の要素から発生，混入したものであるとは早急に断定できない．すなわち，Fig. 19に明らかなように strychnine の塗布によって速波の増加がみられる場合があることもその一つの理由である．

光刺激によって誘発される電位変化は視束電気刺激によるものに比べてその経過時は非常に長く，とくに表面陰性成分は長く，後期陰性成分は 100 msec 以上にも達しており，そし

て一見，反復的な複雑な波形を示している。HERRICK が見いだしたところによると，魚類では視束は中脳蓋に入る以前にノイロンを変えることなく，直接中脳蓋に投射している。したがって中脳蓋に到達する以前において，神経衝撃の desynchronization はみられないことと，およびこのことからしばしば緩電位の発生機構として哺乳類で論ぜられる thalamo-cortical circuit に相当する tecto-hypotectal circuit を考えることはできない。したがって光照射で誘発される遅い波形の発生機構として，中脳蓋における局所的な要素の興奮を考えなければならない。

明順応時に，白色光で一見2つの構成成分が存在することがみられた。そしてそのうちの1つの成分である一連の表面陽性の棘状波は procaine 処理によっても消失することがない。またシナプスの伝達を遮断する nicotine によって陰性成分が消失した場合にも，棘状波は残存していること，また直接求心性衝撃の投射しない照射眼と同側の中脳蓋や，小脳上においても陽性電位が記録されることなどから考えて，表面陽性棘状波は中枢ノイロンから発生するものではなく，視束を含めてシナプス前線維の活動に基因するものと考えられる。一方表面陰性成分は，procaine および nicotine 処理によって急速に消失し，また strychnine によって一過性に増強がみられること，および中脳蓋底部誘導や微小電極法による記録によって極性が反転することなどから，中枢ノイロンに起源をもつものであることは確かと思われる。また陰性成分は中脳蓋表面を圧することによって容易に消失する。このことも陰性成分が中枢ノイロンに発生するものであることを明らかに示しており，表面を圧することにより，恐らく神経衝撃の遮断が起り，中枢ノイロンの興奮を起こさせないためと考えられる。strychnine によって1過性に陰性成分が増強されることは，それらの成分が中枢ノイロンの活動によることを示している。その理由は strychnine の作用機序は未だ不明ではあるが，strychnine は細胞体が侵襲されたノイロンだけに効果を及ぼし，逆伝導的 (antidromically) に遠方のノイロンにはなんら影響を及ぼさないということが知られているからである。そして微小電極記録にみられるように，陰性成分の極性の反転は移行的でなく，急速に起こることからみて陰性成分は伝導性のデンドライト電位 (dendritic potential) (CHANG (1951a); BISHOP と CLARE (1952)) ではなく，局所的なノイロンの興奮に基づくものであると考えられ，ECCLES (1953) の後シナプス電位 (post-synaptic potential) と同様のものと見なされる。すなわち求心性衝撃はノイロンをかえることなく中枢に入り，そこで中枢ノイロンの後部シナプス膜の脱分極を起こして後シナプス電位が発生するものと考えられる。そして表面陰性成分の経過時が長いことは，後シナプス電位を考えることによって説明可能となる。つぎにシナプス前線維の活動に基づく陽性波が，比較的長い経過時を示すことは，線維を伝わる衝撃の同期 (synchronization) に基づくものと考えられ，また後シナプス電位にも同期が起こっているものと考えられる。シナプス前線維の活動による陽性波の成因としては，容積伝導による電場的影響が考えられる。すなわち視束径路はすべて，conducting medium によって浸たされており，このため遠方に生じた電位変化は電場的効果を起こすことは当然と考えられる。そして誘導電極直下において記録される陽性電位は，遠方の視束の興奮と恐らく同時に生ずるであろうし，そしてそのような場合，中脳蓋表面は求心性同期衝撃によって形成された電場の等電位線の正側におかれ，したがって陽性の電位が記録されると考えられる。非興奮部位である照射眼と同側の中脳蓋や，小脳からも同時的に

陽性波が記録されることは上述の事柄を裏付けるものであろう。

つぎに Fig. 9・A にみられるように後期陰性成分の頂点附近から連続してスパイク状の放電が現われる場合がみられたが，このようなスパイク放電は後述するように視束放電においてもみられることから考えて，中脳蓋で発生したものではなく，視束放電が同時的に記録されたものであろうと思われる。そして同期した視束放電が desynchronize した結果によるものと思われる。procaine 処理によって陽性波だけが残るが，陽性波のうち，初期のものがとくに著明で後方のものは不明瞭であって，なかには記録に現われない場合があった。これは1つには，初期の陽性波が後方のものより振巾が大きいためであり，このことは視束放電の記録によっても知ることができる。

明順応魚で瞬間照射，長時間照射を問わず，相次いで2つの後シナプス電位，すなわち初期・後期陰性成分が出現するが，低照度照射では後期陰性成分だけが現われ，しかもその振巾は強度と比例的に増減しないことがみられた。このことから後期陰性成分は暗視過程と関連するのではないかと考えられ，Buser (1955) もまたナマズについて同様な見解を述べているが，これについてはさらに後期陰性成分の性状について詳細な分析がなされなければ早急に断定できないであろう。というのは，暗視過程の興奮性の高まった暗順応時には，誘発電位は本質的に異なってくるということもその1つの理由である。

nicotine の適用によってシナプス伝達が遮断されるに先きだって，応答の潜時，とくに全体の応答経過時が著明に延長すること，そして nicotine の作用が標本によって常に一定しないことは一般に神経系においてしばし観察されることである。nicotine は神経系に対して反復興奮を起こさせる性質を有することが知られており，Fig. 20, Ⅱ・Ⅲ にみられるように，後シナプス成分の連続的な出現，とくに記録Ⅲにみられる後期陰性成分に続く別の陰性変動は，後シナプス成分の反復興奮に基づくものと考えられる。

明順応時，長時間照射に対する誘発電位の on 応答が，瞬間照射の場合とその波形が異なり，長時間照射の場合には後期陰性成分の潜時が遅延する場合がしばしば観察されたが，これが如何なる機序に基づくかは確かなことは不明であるが，off 応答の出現過程および後章に述べる求心性衝撃の抑制過程などが同時的に関連をもっているものと思われる。

つぎに誘発電位の局所的差異についてであるが，表面電極であるため，ある点で誘導されたものは，かなり遠方における電位変化も同時に電極にひっかかってくること，および一端での記録は他端に発生した電位変化による電場の影響を受けることなどが予想される。しかしながら一方の視束分枝の切断や，いずれか一方の分枝の投射している領域の破壊による実験によって，一方の領域に記録される電位変化のパターンは，他の領域に発生する電位変化による影響を受けず，比較的局限された電位変化であることが示された。そして中脳蓋の外側部位と内側部位とでは，緩電位の極性が相反しており，外側部位では初期陰性成分，内側部位では後期陰性成分だけが現われているが，このような後シナプス成分の興奮の局所的差異に関しては，それぞれの領域に投射するシナプス前線維を上行する衝撃のパターンが異なるか，あるいは同じパターンである場合にはそれぞれの領域における中枢ノイロンの応答機構の差異に帰せられるであろう。しかしながら同じ視束分枝に発するシナプス前線維の投射する領域でも，中央部・内側部位および後方部位における応答はそれぞれ相異なっており，後方部位における応答はむしろ反対領域の外側部位における応答と同じパターンを示してい

る。このことから考えて，応答の局所的差異は部位的にノイロンの応答様式が異なっているということを暗示している。

中脳蓋の神経構造にみられるように，左右の中脳蓋は lamina commissuralis tecti によって連絡されている。そしてこのことから一方の眼の照射によってそれと同側の中脳蓋になんらかの誘発電位が発生することが期待されるが，同側中脳蓋からは認むべき応答は記録されず，真の中枢ノイロンの活動に基づく陰性電位は記録できなかった。しかしながら，このために同側中脳蓋には照射に際してなんら衝撃が到達しないとは断定はできず，ただ少なくとも認むべき電気的応答が記録されなかったにすぎないのかもしれない。

単色光照射に対する視覚中枢の誘発電位

Ameiurus nebulosus の視覚中枢の色光刺激による誘発電位については Buser (1955) の研究がみられるが，波長によって著明な差は現われていない。少なくとも単色光照射によって生ずる陰性成分の時間的要素は，光の波長によって変わらない。これは恐らくこのナマズの色覚機能がさほど発達していないことによるものと考えられ，筆者の行なったウナギについての実験でも同様なことが観察された。ところで，異なった波長の光照射によって中枢に誘発される電位変化の差異を追求するに先きだち，単色光のエネルギー調整について考慮しなければならない。色光に対して選択的な応答がみられることはすでに網膜受容器において知られている。したがって視覚中枢における光の波長に対する選択的応答を追求するためには，網膜受容器のレベルにおいて単色光のエネルギー調整をする必要がある。このため本実験では大部分の場合，視紫に対して等しい刺激効果を示すいわゆる等視紫刺激 (equal visual violet stimulation) を用いた。

標本の作成と記録の方法は前述したのと全く同様である。単色光はゼラチンフイルターおよび非金属干渉フイルターによって得た。使用したゼラチンフイルターは理研製ゼラチンフイルター47・53・66・72などで，それぞれの最大透過波長は 470mμ・530mμ・660mμ・720mμ である。ゼラチンフイルター用の光源としては自動車ヘッドライト用電球 (6V) を使用した。非金属干渉フイルターは最大透過波長それぞれ 668.0mμ・612.0mμ・583.0mμ・526.5mμ・467.2mμ・429.0mμ の6種を使用し，透過光の side band はゼラチンフイルターと組み合せることによって除去した。干渉フイルターによって得た単光色の波長は，以下の記録において便宜上それぞれ 670mμ・610mμ・580mμ・530mμ・470mμ・430mμ として記載した。干渉フイルター用の光源としては幻灯用光源 (200W) を使用した。単色光のエネルギー調整に際しては，大阪市立大学医学部古河氏製作による光強度測定器によった。この装置は，熱電対は熱電流が微弱であることと，連続測定に際して正確な値が得難いために，波長感度を較正した光電管 (マツダ PL-50-V) によって比エネルギーを求めるように考案されたものである。光電管の波長感度は熱電対により多数の測定の結果較正されたものである。等視紫刺激のためのエネルギー調整に際して，フナの視紫吸収曲線は細谷 (1957) によって測定された曲線を採用した。実験に用いた照射光の比エネルギーを示すと Table 2のようである。等エネルギー刺激に際しては常に 530mμ のエネルギーを規準として調整した。

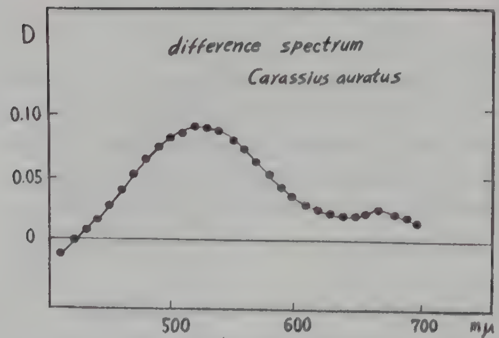


Fig. 32. Difference spectrum of suspension solution of rod outer segments in *Carassius* obtained by Hosoya (1957). Optical density, vertical. Wave-lengths, horizontal.

Table 2. Relative energy of colored light.

Gelatine filter	Relative energy
720 mμ	327
660 mμ	430
530 mμ	124
470 mμ	67

Interference filter	Relative energy	
	Equal visual violet stimulation	Equal energy stimulation
670 mμ	761	124
610 mμ	397	
580 mμ	213	
530 mμ	124	
470 mμ	213	
430 mμ	1587	

§1 明順応時の単色光照射に対する誘発電位

照射された眼と反対側の中脳蓋中央部において，最大の振巾の誘発電位が記録されること，そして中央部における誘発電位には外側部位および内側部位における誘発電位の陰性成分が構成成分としてみられることなどから，中央部における電位変化をもって波長の効果をみるのが最も都合がよいと思われる。

明順応したフナに単色光照射を与えた場合，波長によって選択的に誘発電位の棘状波および陰性成分の時間的特性が異なることが見いだされた。今までに各種過程において，光の波長に特異的な生理過程を見いだそうとして，多くの研究者によって色々な努力がはらわれてきたが，しばしば光の強さや，色の明るさと波長による本質的な差異が誤まって観察されたも

のもみられた。ところがフナの誘発電位の波長による差異は，光の明るさによって本質的に左右されず，明らかに波長そのものによる差異であることがわかった。白色光照射の場合も，特定の成分が光の強さの強弱によって消長するだけで，潜時の変化は認められないことはすでに述べた通りである。Fig. 33, B–D は波長の異なった赤色光照射によって得られた誘発電位を示した。この場合の赤色光はとくにエネルギーに規準をつけて調整せず，白色光にフィルターをさし入れただけのものである。したがってエネルギーは常に白色光よりも小さいことになる。記録Bは理研フィルター−66によるもので，Cは同じ照射で得られた別の例で，Dはフィルター−72によったものである。白色光照射の誘発電位（記録A）と同じ潜時で陽性波1波が現われ，これに続いて経過時の長い，振巾の大きな陰性変動がみられる。一見したところ，赤色光照射で，白色光誘発電位にみられる初期陰性成分の振巾が大きく，かつ経過時が長くなったような応答が誘発されるようにみえる。そしてこの陰性成分には不明瞭ではあるが棘状波が重畳するのが認められ，8波から陽性にふれる変動がみられる。そしてさらに特徴的なことは，暗順応時に白色光照射でみられなかったのと同様に，後期陰性成分に相当する成分がみられないことである。以上の赤色光照射はすべて白色光（Fig. 33・A の記録）よりもエネルギーが小さいにもかかわらず，陰性成分（後シナプス電位）は同じ，あるいはそれより大きい振巾を示している。また記録Dにみられるように，エネルギーがさらに小さく，かつ，桿体過程に対してほとんど刺激効果がないと考えられる 720mμ の光に対しても波形，振巾共に同様の応答が誘発されることが観察された。一般に赤色系統の光に対しては上述の波形をもった応答が得られ，赤色系統の光であれば，幾分波長が異なっても同じパターンの誘発電位を示し，広い波長域にわたって同じパターンの応答がみられることがわかった。Fig. 35, 1・A は干渉フィルター−670mμで得た赤色光による応答で，Bの記録は緑色光（干渉フィルター−530mμ）のエネルギーと等エネルギーに調整された赤色光で，その視感効率は非常に小さいのであるが，応答の振巾が小さく現われるだけで，その潜時は前者のそれと変わらない。この事実は，以上の応答型は赤色光に特異的なものであって，光の強さによって変化するものでないことを明らかに示している。

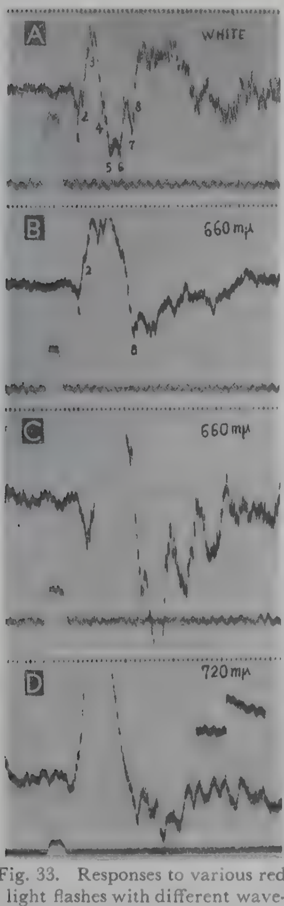


Fig. 33. Responses to various red light flashes with different wavelengths in photopic *Carassius*. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

つぎに等視紫刺激で得られた単色光照射による誘発電位の差異をみると，Fig. 34 のようになる。記録Aは赤色光，BとCは橙（610mμ）と黄（580mμ）

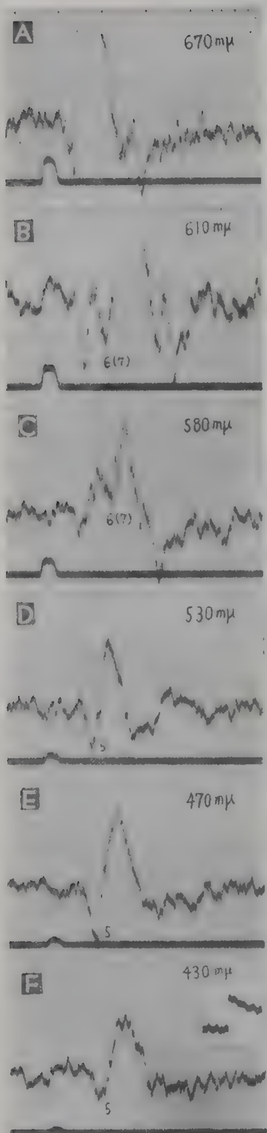
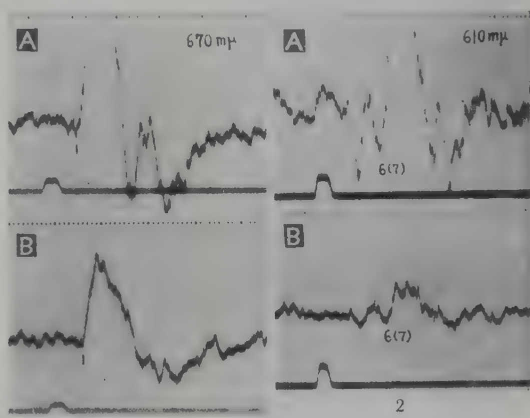


Fig. 34. Effects of colored lights with different wave-lengths on the response in photopic *Carassius*. Equal visual violet stimulation is made. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

色光による典型的な応答で，赤色光と橙・黄色光に対する応答の間には明らかに差異がみられる。そして橙色光と黄色光との応答の間には本質的な差異がみられず，黄橙系統の応答の特徴は，はっきりと同定はできないが，少なくとも5波よりも潜時が小さく，そして1波よりも長い棘状波から応答が始まり，6波またある場合には7波に相当する棘状波がみられ，これに続いて後シナプス電位である陰性成分がみられることである。次にD・E・F に示した応答は，緑 (530 mμ)・青 (470 mμ)・青紫 (430mμ) 色光の代表的な応答で，それぞれの応答の間にはほとんど差異が認められなかった。また緑青色光 (500mμ) に対する応答も本質的にこれらの応答と異な



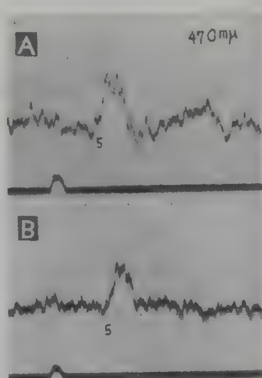


Fig. 35. Comparison between the responses to equal visual violet (A) and equal energy (B) stimulations. Time mark 1/120 sec.

らない。すなわち430mμから530mμの広い波長中の範囲にわたって応答の波長差を区別することができなかった。そしてこれらの応答の特徴は初期陰性成分がみられないことで，少なくとも白色光や赤色光でみられるような大きな上向きの著明な初期陰性成分はみられなかった。そして棘状波のうち，5波に相当する波が特異的に大きくみられ，これに続いて後シナプス電位が発生している。記録によって自発性放電の混入で判然としない場合もあるが，5波の直前と，後シナプス電位の上昇相に棘状波の痕跡がみられる。これらはその潜時からみて，それぞれ4波・6波に相当する棘状波と見なされる。ここに考慮しなければならないのは，等視紫刺激であるために，視紫に対して最も吸収効率の高い緑・青緑色の光は，エネルギー値からみて最小値であり，そのために初期陰性成分が現われず，光の強度をもっと大きくすれば応答が異なってくるのではないかということであるが，光の強度を高めても，振巾の増大以外に本質的な差異は認められなかった。また Fig. 35-2 および3に示した記録は，橙色光と青色光について等視紫刺激と等エネルギー刺激に対する応答の差異をみたもので，光の明るさによって応答の潜時および波形に本質的な差異はみられない。

以上のように，赤から紫にわたる単色光照射に対する応答には3つの応答型が区別され，大別して赤・黄橙・緑青の3つの応答型が存在することがわかった。

§2　暗順応時の単色光照射に対する誘発電位

つぎに暗順応時の単色光照射による誘発電位を記録した。照射方法は明順応時と同様に等視紫刺激である。白色光照射の場合，明順応時と暗順応時とでは応答が異なるので，色光照射によってもなんらかの差異が期待される。Fig. 36にその1例を示したが，赤色光に対する応答を除いて，橙・黄・緑・青の諸光に対する応答は根本的に明順応時の場合と異なるところがなかった。そして明順応時と同様に，緑・青・青紫に対する誘発電位には特有の棘状波として5波が著明にみられ，これに続いて後シナプス電位が現われており，後シナプス電位の上昇相に6波が重畳している。本例では5波に先立って，わずかな陰性の振れがみられるが，多くの場合，明順応時の応答と本質的に変わらない。黄・橙色光に対する応答も根本的には明順応時の応答と変化はなく，6波がみられ，本例では7波も現われている。赤色光に対する応答は，応答の初めの相は明順応時の応答と同様に，大きな振巾と短潜時をもった陰性成分がみられ，ついで陽性側に振れ，7あるいは8波からの下降した相がみられるが，明順応時と異なり，陰性成分に続く陽性側への振れが著明に大きく，これから再び陰性の変動が現われている。

前述したように，明順応時に白色光照射によって照射眼と同側の中脳蓋上においては，反対側の中脳蓋における応答にみられる陽性波だけが記録されるが，同様に単色光照射によって同側中脳蓋から電位変化を記録すると，Fig. 37に示したように，反対側中脳蓋上で記録される各色光に対して特異的に現われる棘状波だけが記録される。すなわち白色光では主として5波，赤色光では8波と，それよりも早く現われる陽性波，緑色光では5波，橙・黄色光では未同定の陽性波と6波（あるいは7波）がみられる。明順応時には赤色光で照射眼と反対側の中脳蓋から得られる応答に8波がきわめて顕著にみられ，また後述するように，それに続いて陰性変動が発生しないことから考えて，8波は暗順応することによって著明に増大するものであることが推測される。

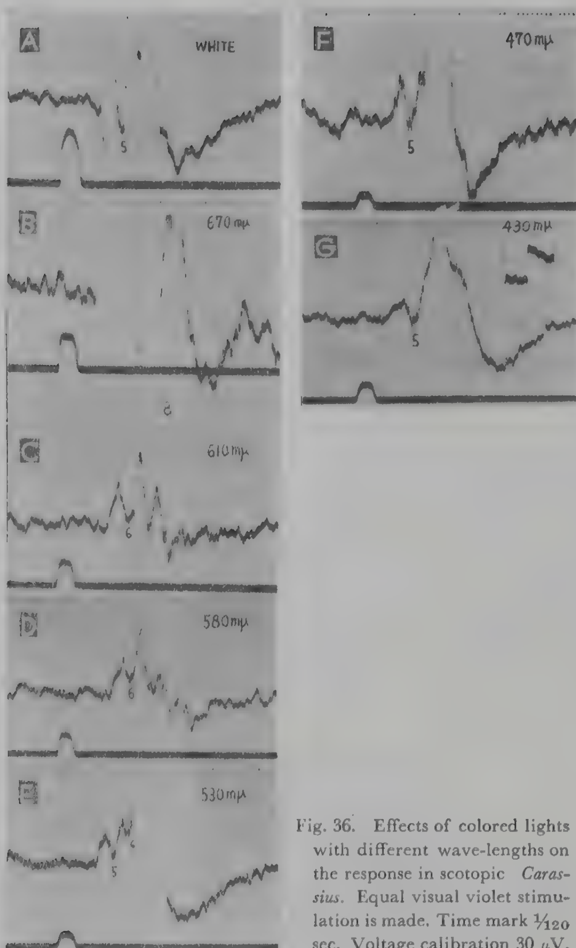
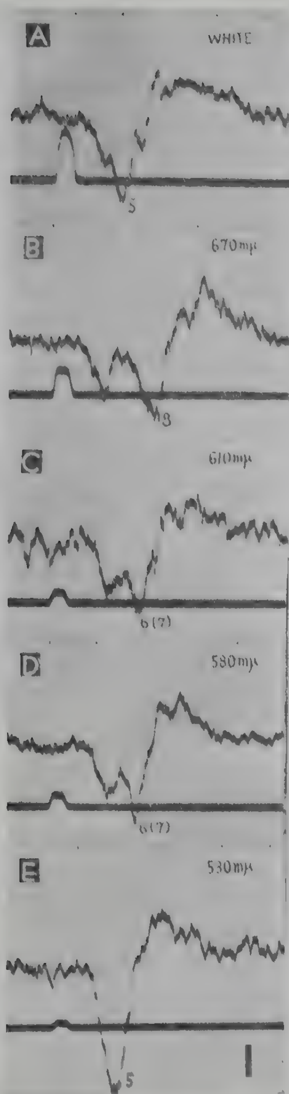


Fig. 36. Effects of colored lights with different wave-lengths on the response in scotopic *Carassius*. Equal visual violet stimulation is made. Time mark $1/120$ sec. Voltage calibration 30 μV.



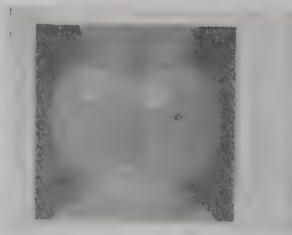


Fig. 37. Surface positive potentials recorded from the tectum on the same side as the illuminated eye in response to various colored lights in scotopic *Carassius*. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

§3 単色光照射に対するウナギの視覚中枢誘発電位

生態からみて夜行性であり，光覚とくに色覚機能が発達していないとされるウナギについて，明順応時の単色光照射に対する誘発電位を記録した（Fig. 38）．刺激方法ならびに誘導方法はフナの場合と同様である．実験は初夏に行なったので，応答の潜時・持続時間とも短縮している（水温 16°C）．対照として同時に記録したフナの誘発電位を示した．等視紫刺激に対して記録にみられるように，波長によって本質的な応答の差異はみられず，白色光・単色

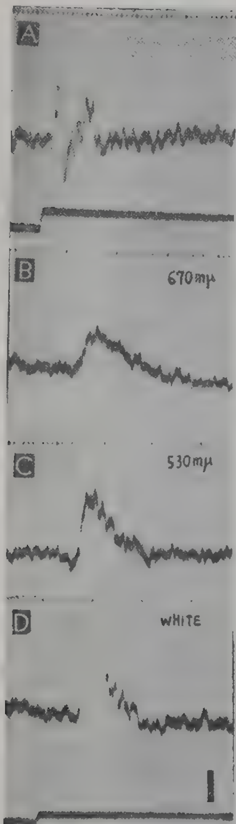


Fig. 38. Records B, C and D are the responses recorded from the middle part of the tectum contralateral to the illuminated eye in photopic *Anguilla*. A, response to white light flash in *Carassius*. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

光ともに初期陰性成分はみられず，後期陰性成分に相当する成分だけがみられた。

§4　赤色光照射に対する誘発電位の分析

フナの誘発電位のうちで著明な振巾を示し，かつ，その経過時が長いという点で特異な応答と考えられる赤色光に対する応答について，さらに分析を試みた。

白色光照射の場合と同様な方法にしたがって微小電極を中脳蓋に刺入していくと，Fig. 39 に示したように，表面陰性成分の極性の反転がみられる。そして 200μ から 300μ の層において電位が最小となることは白色光の

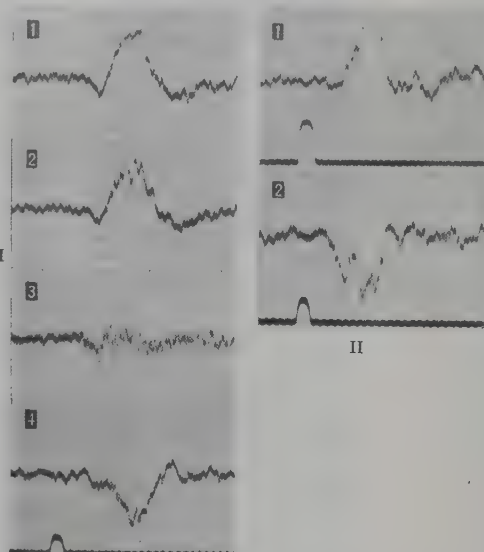


Fig. 39. Series of records in I taken at various depths from the middle part of surface of the tectum in response to red light flash. II, another example showing the inversion of polarity of the surface negative component. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

場合と同様であって，同時に，この層においてはスパイク状の放電が記録されることがしばしばあった。そして表面電極でみられる陽性電位はどの層においても常に陽性の極性を示し，反転がみられない。そして陰性成分の極性転換の過程において移行的な変化はみられず，ある層を境として反転が一瞬に起こることは本川ら（1958）が視束電気刺激による誘発電位で観察したことと一致し，このことから陰性成分は樹枝状突起を伝導することによって生ずるデンドライト電位ではなく，非伝導性の後シナプス電位であることが暗示される。また procaine の局所的塗布によって陰性成分は急速に消滅することからも，陰性成分は中枢

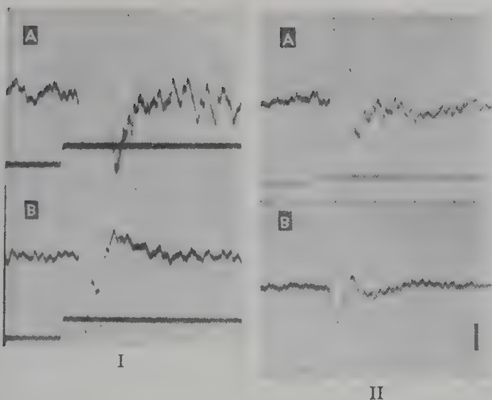


Fig. 40. I, records of the response taken before (A) and after (B) destroying tectum in response to red light flash. II, records taken before (A) and after (B) local application of procaine. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

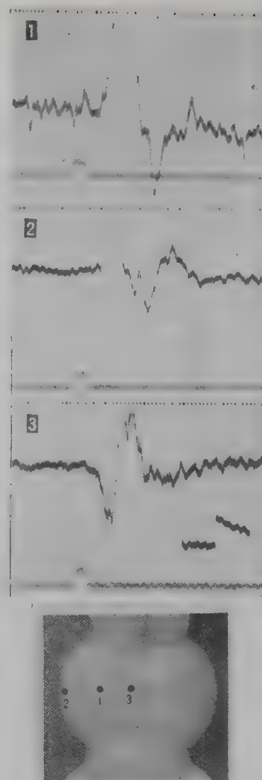


Fig. 41. Responses to red light flash in photopic *Carassius* recorded from different parts of the tectum as shown in the scheme. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

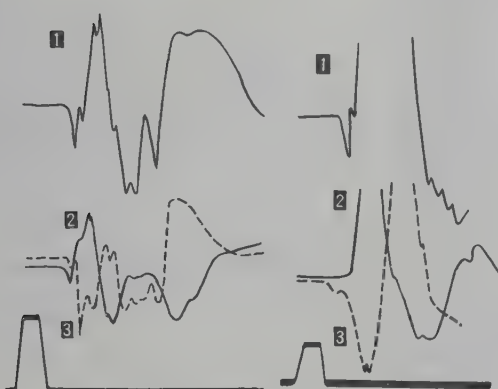


Fig. 42. Diagramatic representation of local difference in the responses to white and red light flashes. Numeral of each curve represents location of point at which potential is obtained, as shown in the scheme in fig. 41. Left: Response to white light flash. Right: Response to red light flash.

内のノイロン自体から発生するものであることが知られる(Fig. 40・II)。一方，陽性電位は微小電極による追求により反転がみられないこと，および procaine 処理によっても消滅しないことなどから，白色光照射の項で論じたように，視束を含めてシナプス前線維の活動に起源をもつものであることが立証される。

さてつぎに赤色光照射による誘発電位の局所的差異をみると，Fig. 41 に示したように，外側部位では，中央部における応答の前半相に一致するような陰性成分が得られ，内側部位では，後半相に相当する相に一致して陰性成分が現われる。このことから，中央部において

記録された経過時の長い応答は，実は2つの成分から成りたっていることが知られる。しかし中央部での応答は，ただ単に外側・内側両部位に局限して発生する2つの成分が物理的・代数的に加重して生ずるものではないことは，外側部位を破壊しても中央部の誘発電位になんら変化がみられないことからもうかがえる。

Fig. 43 は瞬間照射と長時間照射との応答の比較を示したものであるが，on 応答は両者間に差異がみられないが，長時間照射の場合には振動電圧が陰性成分に続いて現われる場合がしばしば観察された。瞬間照射の応答の後方の相に陰性変動がみられるが，長時間照射の場合と対照して，これは off 応答が瞬間照射でも現われたものと考えられる。

ここで，白色光と赤色光の off 応答を比較してみると (Fig. 44)，前にも述べたように，白色光では off 応答の典型として，急峻な経過を示す成分と，これに続く緩電位とからなり，一般に前の成分が主として現われ，後の成分は現われない場合が多かったが，赤色光の off 応答はこれと逆に，後の成分が優勢に現われる傾向がみられる。とくに Fig. 44・II に示したように，緩電位だけが現われる場合がみられ，また Fig. 43のB′ の記録にみられるように緩電位だけが，しかもずっと遅れた相に現われるような極端な例がみられた。

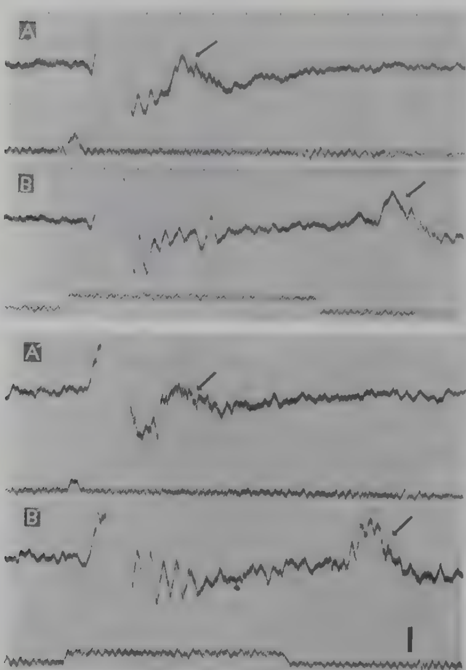


Fig. 43. Comparison between the responses evoked by red light flash with short (A, A′) and long (B, B′) durations. Arrows indicate the off-responses. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

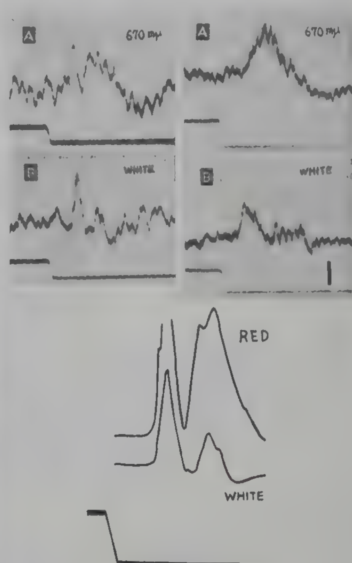


Fig. 44. Comparison between the off-responses to white and red light flashes. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

論　　議

Adrian (1946) は兎の皮質後頭葉の striate area から色光刺激による誘発電位を記録して、網膜活動電位に明視成分がみられる時に中枢の誘発電位が大きく現われること、とくに網膜の中心部の投射する中枢領域では、暗視的な青色刺激ではごく小さな応答しかみられず、これに反して、明視的な赤色光では大きな応答の現われることを報告している。コイの色光照射に対する誘発電位において、赤色光に対する応答が鮮明に現われることは、一面、Adrian の結果と類似の傾向を示しており、明視的な赤色光により、しかも白色光よりもエネルギーが小さく、そして後述するように網膜活動電位は白色光よりも小さいにもかかわらず、誘発電位が鮮明に現われることは波長に対する選択性が中枢における電気的応答の上に明確に現われていることを示すものであろう。とくに桿体機構に対してはまず無効な刺激の 720mμ の赤色光に対しても同様な応答が得られることは、赤色光の応答はもっぱら錐体系統の興奮に由来するものであることを暗示している。

さて、種々な波長の色光に対する応答をみると、まず棘状波に関して、それぞれの色光に特有な波が光の強度に無関係に選択的に現われており、白色光でみられる一連の陽性波のうちのいずれかが波長によって選択的に現われている。このことは換言すると、波長の効果は応答の時間特性の差異に帰せられると考えられる。一方、どの波長の光に対しても同じ潜時の応答しか示さないウナギについては、恐らく色覚機能を欠除するか、あるいは、あってもごく不完全なものと考えられる。

末梢における色覚過程についてはすでに Donner (1950)、本川 (1948；1949) 間田ら (1954) によって追求がなされ、Donner はネコについて色々な波長の光に対する網膜神経要素 (retinal spike element) の放電頻度と時間との関係を求め、赤は最も早く放電頻度が最高に達し、ついで緑で、青は最も遅いことを見いだしている。また本川は網膜の電気刺激感受性と色の感覚について研究し、単色光照射後の感電性の回復の経過は波長によって異なり、赤が最も速く、緑・青の順であることをみている。またネコの網膜活動電位の d 波についても、間田らも前 2 者にみられたような時間特性の異なる色覚過程が存在することをみている。さらに中枢の電気的応答の分析から、Chang と Kaada (1950) はネコの視覚径路には赤・緑・青の 3 径路があり、中枢への伝導速度はこの順にしたがうことをみており、このことはまた Lennox と Madsen (1955) によっても追求されている。このようにして、色光に対する応答が時間特性を異にすることはもはや一般原則のようになっていると思われる。ところで、コイについての結果をみると、赤色光では白色光の場合と同じ潜時で 1 波の棘状波が現われ、他の波長に対する応答に比べて最も早く応答が始まり、緑・青系統では 5 波が特異的な棘状波となっている。そして黄・橙色光に対する応答は、同定できないが 5 波よりも早く、1 波よりも遅く現われる棘状波がみられ、この波は赤と緑の中間の潜時をもっている。このことは Donner らによってみられた時間特性の順位と一致しており、長波長の光ほどその応答の潜時が短かいという上述の原則と一致している。しかしながら、黄・橙系統の応答には、この波のほかに 6 波に当たる陽性波がみられるのが特徴である。

さて、ここで各色光に対する後シナプス電位の出現に関してみると、後シナプス電位はそれぞれの色光に対して特異的に現われる棘状波に続いて現われている。このことは波長に対して特異的なシナプス前線維の活動に基づいて後シナプス電位が発生することを示してい

る。そして後シナプス電位が波長に特異的な時間特性をもった求心性衝撃によって発生せしめられるという証拠は，照射眼と同側の中脳蓋上で記録される陽性波の成因について考察することによって示される。すなわち同側中脳蓋は視束の活動による sink に対して source となり，そこにおいては陽性の電位が記録される。このことはすなわち，陽性電位は求心性衝撃の到達をあらわしているものと考えられる。そしてこれらの陽性波は反対側中脳蓋における誘発電位の棘状波と全く対応関係にあり，その起源を同一にするものと考えられる。以上の結果からみて，光の波長に対する応答の選択性はすでに末梢過程においてみられることが明らかである。Lennox と Madsen (1955) はネコの皮質電位の色光による差異を追求し，網膜活動電位の潜時が等しくなるような色光に対しても皮質電位の潜時には差異がみられることから，皮質電位の波長による差異は単に末梢過程における現象にだけ帰せしめることはできないと述べているが，魚類では下位中枢の中継がみられないことからも，中枢における応答の差異は末梢過程に依存していることは明らかと考えられる。

さて，つぎに誘発電位の面から区別される色覚単位についてであるが，Donner (1950) はネコの視覚要素に赤・緑・青の3過程を得ており，Granit (1943; 1945) はカエルとネコで橙・緑・青のモジュレーター曲線を，問田ら (1954) はカエルで少なくとも赤・緑・青の3つの過程を区別している。さらに Svaetichin に始まる魚類のいわゆる錐体電位の記録から赤・緑・青の3種の受容器の存在が唱えられている。また花岡と藤本 (1957) はコイの錐体視物質にスペクトル吸収を異にする6種類が区別されることを報告している。これらの結果によると，少なくとも緑と青とは別の過程として見られているが，筆者の結果では誘発電位に関する限り，緑と青との間の応答の差異をみることはできなかった。そして今までにとくに独立の過程として取り扱われていなかった黄橙系統の応答が区別されることは，先人達によって得られた結果と異なっているように思われるし，そして緑と青との応答が区別困難なことはむしろ3原色説に反するようにもうかがえる。しかしながら黄橙過程の存在については，問田によると生理学的に分離される色覚過程には，3種に止まらず，黄橙をも含めて多数の過程が存在することが暗示されているし，また Hering の反対色説，Hartridge の多色説の存在も想起される。

つぎに暗順応時，白色光照射によって5波に当たる棘状波が著明にみられ，これに続いて後シナプス電位が発生しているが，このことは5波が緑・青色光に特異的なものであることから考えて，白色光によっても，暗順応することによって緑に特有の過程が著明に現われること，すなわち緑に対する興奮過程が高められることを意味するものであって，Granit (1941) がコイについて得た知見と類似の傾向を示している。

さて，ここで暗順応時の赤色光の応答に，8波に続いて再び後シナプス電位がみられることに注目して，改めて色覚過程を考察すると，赤色光による興奮には最も早く伝達される過程と，最も遅い過程とが同時に存在するのではないかということが推測される。そして遅い過程は明順応時には不顕著で，暗順応することによって著明になるものと想像される。明順応時では8波に相当する求心性衝撃は，後シナプス膜 (post-synaptic membrane) の脱分極を起こさせるには至らないが，暗順応によって衝撃の強さは閾値以上となり，後シナプス膜の興奮を起こさせるものと考えられる。このように早い過程と遅い過程が対をなして同時に存在するらしいことは，黄・橙色光に対する応答にもみられる通りである。そして緑・青

の応答は中間の時間特性をもった応答を示すことが推定される。これらの関係は照射眼と同側の中脳蓋上での記録においてよく現われている (Fig. 37)。

網膜活動電位ならびに視神経放電
とくにそれらと視覚中枢誘発電位との関連

魚類では第一次中枢としての外側膝状体は，事実上視覚に関与していないとされている。したがって末梢に発生した衝撃は直ちに中枢に伝えられると考えられる。先にみたように誘発電位に重畳する陽性波は，かなりの遠方の神経要素の興奮の同時的記録と考えられ，そしてそのような陽性波に続いて直ちに後シナプス電位の発生がみられることから，末梢からの衝撃が中継ノイロンを介して変形されることなく，直接，中枢ノイロンに到達することが推測される。この意味からも，末梢の受容器でどのような電位変化が得られるか，さらにまた視束における放電との関連において，中枢の応答を分析する必要が認められる。魚類では下位の第一次中枢が機能的に欠除するため，中枢応答の誘発機序を末梢との関連において追求するためには有意義な材料となるのではなかろうか。そこで白色光および単色光について網膜活動電位ならびに視神経放電を記録したところ，中枢誘発電位との間に密接な関連性がうかがわれた。

§1　明順応時の網膜活動電位

網膜活動電位はできるだけ無傷の状態で記録するため，角膜や水晶体を除去せず，全眼を使用した。記録を通じて認められることは，摘出眼による活動電位は摘出してから急速にその振巾の減少および経過時の延長がみられることで，このため同一標本について長時間にわたって実験することは不可能であった。魚類の網膜は急速にその興奮性が低下し，魚類が実験動物として不適当であると Granit (1941) も述べている通りである。これは摘出により血流が断たれるので，全眼のままでは酸素の供給が断たれるためと考えられる。

長時間の照射による明順応時の網膜活動電位は， Fig. 45 に示したように大きな角膜陰性変動（a 波）に始まる特異な電位変化を示す。記録において上方への変動は角膜側が陽性になった変動を示す。Aに比較のため同一条件で記録したトノサマガエルの網膜活動電位を示した（電位が大きいので低増巾によった)。両者の応答は全く異なっており，フナでは約8 msec. の潜時（水温 15°C）で大きなa波がみられるが，これに比べてカエルではa波は小さく，また明順応眼でも大きなb波がみられるが，フナではb波が明らかでない。そして光の消滅によって大きなd波がみられる。これらのことから考えて，フナの網膜はいわゆる Granit の I 型網膜に属するものと見なされる。Svaetichin (1953 b) は魚（種名の記載がない）で photopic b-wave をみているが，フナに関する限り白色光でb波は明順応するとほとんど現われないと考えられる。ここにみられたフナの網膜活動電位は全眼によって得られたものであるが，最近，本川ら (1959)・(及川 (1958)) によって観察された微小電極で記録された微小照射による網膜緩電位と非常に似ていることは，局所的な応答も，筆者のみた全眼での応答も類似したものであることを示している。そして記録にみられるように，さらに特徴的なことはa波の相（これは本川らの網膜緩電位のうちの早い要素に相当すると思われる）に規則的な棘状波が重畳することであって，まづa波の下降する途中に小さな痕跡として棘状波が現われる。下向きの頂点をもって，これを1波と名付け，以下これに続く棘

状波をそれぞれ2・3・4・…波と命名する。多くの例からみて，これらの棘状波は8つ存在すると考えられ，それぞれの潜時の平均値は Fig. 10・Table 1 に示した通りである。つぎに述べる理由から，これらの棘状波は網膜内神経線維 (ganglion cell axon) の同期的活動に基づく，いわゆる振動電圧 (rhythmic oscillation) と考えられる。すなわち，Fig. 46, A・a は両電極を眼球後部および角膜縁辺部において（電極配置図のA—B誘導）明順応時の網膜活動電位を早い掃引で記録したもので，記録bは角膜側の電極を移動させ，C点すなわち網膜面に関して平行の位置（C—B誘導）で記録したもので，両者とも，棘状波の数および大きさは不変である。しかしながら全体としての陰性変動は後者の場合小さくなっている。このことはすなわちC—B誘導では網膜面に平行な要素，恐らく視神経線維の活動が電位変化の主体をなすものと考えられ，そしてA　B誘導では網膜面に直角の要素の活動が加わって記録されることが推測される．FRY と BARTLEY (1934) の結果からも同様のことが考えられる。また眼球を半截した眼盃では，Fig. 45・E および Fig. 46・B に示すような応答が得ら

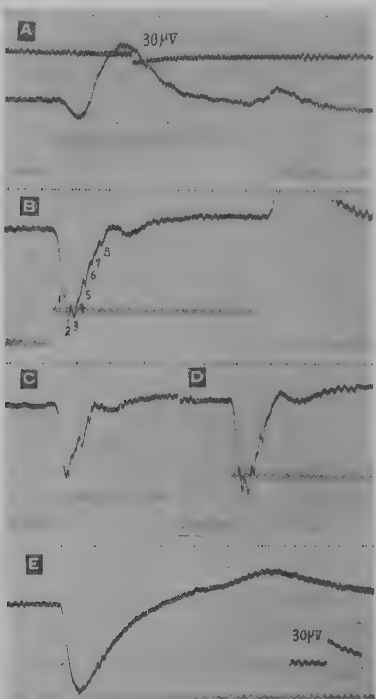


Fig. 45. Three examples of electroretinogram (ERG) obtained by white light flash from photopic eyes of *Carassius* (B, C and D). A, ERG of photopic frog's eye. E, ERG of the opened photopic fish eye. Note the appearance of ripples superposed on the slow potential changes in records B, C and D. Time mark 1/120 sec.

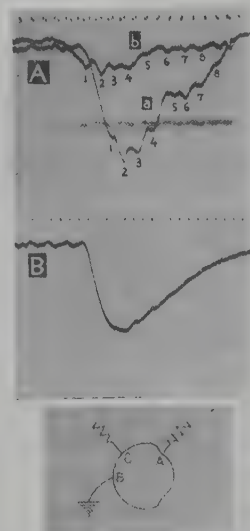


Fig. 46. A, comparison between ERGs recorded by placing one electrode on cornea (record a: leads A-B of the lowest diagram), and on sclera (record b: leads C-B). B, ERG of opened eye. Note that the ripples are unchanged in their number and amplitude, while the slow potential is reduced in record A, b. Time mark 1/120 sec.

れ，ほとんど棘状波はみられない。このように半截することによって棘状波が消失することは機械的傷害，とくに繊細な神経線維が損傷された結果によるものと考えられ，Fry と Bartley の結果からも，網膜活動電位に重畳する棘状波は網膜内神経線維の同期的活動によるものであることがほぼ結論されると思う。

つぎにフナの網膜活動電位にはb波がほとんどみられないこと，そしてむしろ逆に，その相に第2の角膜陰性の変動が現われるのが明順応時の網膜活動電位の特徴である。この第2の陰性成分は Noell (1953) のみた azide-insensitive component あるいは Granit (1947；1955) の slow cornea-negative component と類似した成分を思わせるが，果してそれらと同一性質のものであるかどうかについては明らかでない。一方，本川らによって記録されたコイの網膜緩電位と比較してみると，フナの全眼から得られた第2の陰性成分は本川らの照射面積を変えることによって極性の反転をみるところの緩電位の要素とよく似た成分を思わせる。このような類似性は，本川らが，微小電極によって得た局所的に発生する緩電位が網膜活動電位と全く無関係とは思われないと述べていることからもうなづける。以上は長時間照射によるものであったが，瞬間照射の場合もその波形は本質的に変わらない。そして第2の陰性成分と考えられる変動の直後にd波が現われる (Fig. 47)。記録では長時間照射のd波と同じ大きさのd波が瞬間照射でもみられたが，多くの場合，照射時間の短かいほど，d波の振巾は小さい。つぎに off 効果をみると，多くの場合，Fig. 48・A に示したようなd波が記録されるが，なかには記録B—Eのような形のものが得られることがあった。これらの記録からうかがえるように，d波は少なくとも2つの成分から成りたっていることが予想される。すなわち記録D・Eは偶然遭遇したものであるが，単独に早い成分あるいは遅い成分だけが現われることがあり，A・Bのd波はDのような早い成分と，Eのように経過が緩やかで遅く現われる成分とから成りたっていると思われる。このような

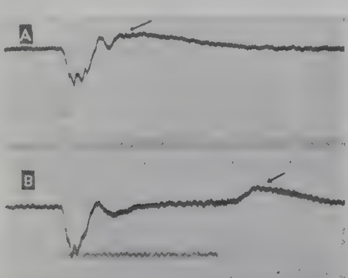


Fig. 47. Showing off-responses to flash with short (A) and long (B) durations. Time mark $1/120$ sec. Voltage calibration 30 μV.

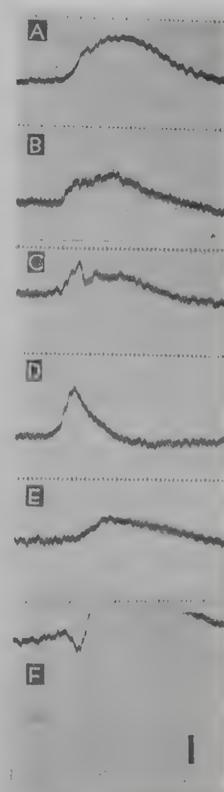


Fig. 48. Various types of d-wave elicited by white light flash. Time mark $1/120$ sec. Voltage calibration 30 μV.

複雑な off 効果を生ずる条件については，目下のところ明らかでないが，早い成分は後述するように，赤色光照射により選択的に分離される傾向がみられる。また，記録Fに示したd波はしばしばみられるもので，陽性の変動が陰性のd波に先行している。またd波には，on 効果におけると同様に，棘状波が重畳する場合がみられた。記録C・Dにこれが観察される。

§2 暗順応時の網膜活動電位

同一条件の照射でも，暗順応眼では全く応答が異なり (Fig. 49), 潜時は明順応時の場合と比べてわずかに長く，a波の下降の傾きが明順応時よりも緩やかである。またa波が著明であることも明順応時と同様であるが，b波が著明に現われ，d波はみられない。そして明順応眼でみられた網膜内視神経線維の放電による棘状波のうち，5波を除くものはその存在が不明瞭か，あるいは全くみられず，これに反して5波に相当する棘状波が特異的に大きく現われるのが大きな特色である。これらの波形は瞬間照射の場合も同様である。つぎにb波のたち上りについてであるが，b波は一見，5波の下向き頂点から始まっているかのようにみえるが，このことは Svaetichin (1953 b) が報告しているように，b波はa波と独立した別の過程としてたち上っているという見解と一致するようにも考えられ，一方また，Armington ら (1952) の人間の網膜活動電位におけるa波の形とよく似ており，5波に当たる成分は暗視成分であって，これに先行する陰性成分は明視成分と考えられるかも知れないが，しかし前述したように，棘状波は網膜内神経線維の同期的活動によるものと考えられるので，暗順応眼では5波，すなわち約 80 msec. の下向き頂点時をもって現われる神経要素の活動が特異的に高まると考えた方が妥当と思われる。事実，Fig. 55・B′ に示したように，暗順応時のb波のたち上りの途中に変曲点（矢印）がみられ，実際のb波のたち上りの経過は破線で描いた様な経過をも

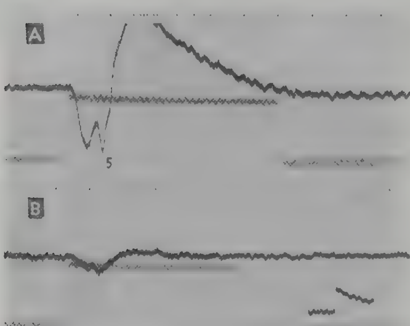


Fig. 49. A, ERG obtained by white light flash with the same intensity as that illuminated photopic eye, from well dark-adapted eye. Record B is taken immediately after recording A. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

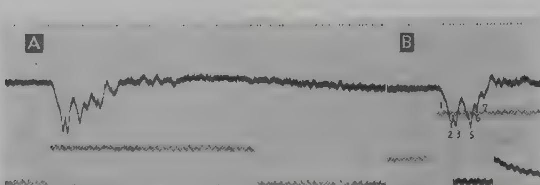


Fig. 50. ERG obtained by white light flash in the cource of gradual light-adaptation. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

つものと考えられる。したがって，5波（5波に続いてわずかに陰性変動がみられるようである）の示す変動は網膜活動電位に重畳した別の成分，すなわち網膜内神経線維の活動によるものであることが，このことからもうかがえると思われる。 Fig. 49・B は A の記録直後に照射を与えて記録したもので，もはやb波はみられないことから，暗順応で高まった暗視過程の興奮性が急激に強い照射によって低下し，続く刺激に対して不応の状態になったことを意味するものと思われる。つぎに暗順応状態から徐々に明順応させていくと，その経過において特異的に棘状波だけが顕著に現われるのがみられた。この場合 Fig. 50 にみられるように，完全な暗順応眼で不鮮明であった5波以外の棘状波がみられるが，とくに5波に当たる波が大きくみられること（記録B）は，完全な暗順応眼と同様な傾向を示している。そしてd波はみられない。これらのことは暗順応眼の特徴を示しているが，しかしながらb波がみられないことは明順応眼の特徴と一致し，したがって充分に明順応あるいは暗順応していない中間的な順応状態にあることを示している。この場合，全体として棘状波が著明にみられることは，緩電位成分が小さく，相対的に棘状波だけが明瞭に現われているものと考えられる。

つぎに Fig. 51 A・B は完全に暗順応させた眼に低照度刺激 (0.015lux) を与えた場合で，b波の相よりもずっと遅れて大きな陽性変動がみられた。同図Cは明順応眼で，30秒間の暗順応の後に同じ照射を与えたものを対照として示した。 Svaetichin (1953 b) は暗順応眼に低照度刺激を与えた場合，b波自体が現われると報告しているが，筆者の得た応答は潜時がb波よりも長く，しかも標本によって潜時が大きく変動し，0.2秒から0.3秒の範囲の潜時をもつものであることからみても，得られた陽性変動はb波とは別の成分と考えられるが，今のところその本体については不明である。

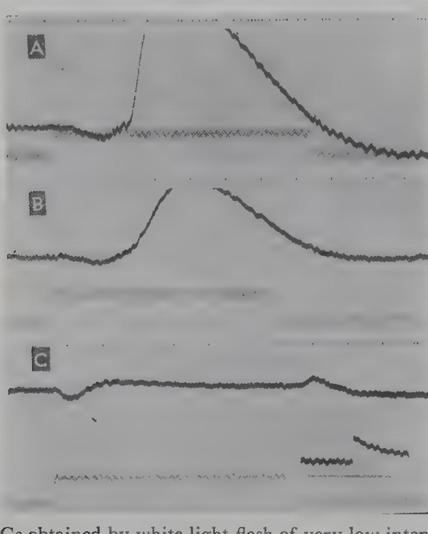


Fig. 51. ERGs obtained by white light flash of very low intensity from well dark-adapted (A and B) and light-adapted (C) eyes. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

§3 単色光照射に対する網膜活動電位

明順応魚で，赤色光照射によって Fig. 52, A・B に示したような網膜活動電位が記録され，白色光の場合と同様に棘状波が重畳する。a 波の下降相から上昇相にかけては，白色光のそれと区別がみられないが，赤色光に対する網膜活動電位の特徴は，b 波が現われることである。そして白色光では棘状波は 8 波までで，それ以降には棘状波が出現しないが赤色光では棘状波は a 波から b 波にかけてみられる。d 波は白色光と同じ潜時で現われるが，その経過は急峻で，白色光の d 波にみられる 2 つの成分のうち，早い成分に相当する成分が選択的に現われている。新鮮な標本では以上のような応答が得られるが，やや標本が古くなると

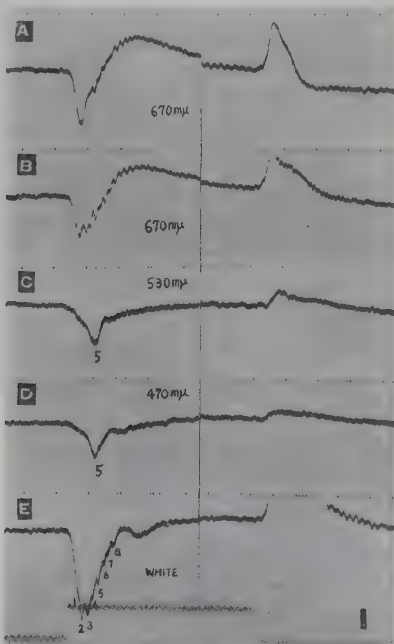


Fig. 52. ERGs obtained by various colored light flashes. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

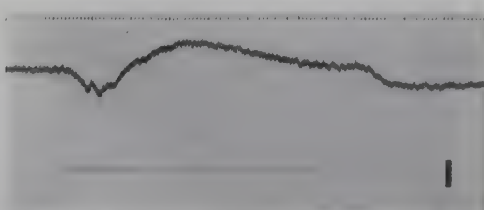


Fig. 53. An example of the ERG obtained from aging preparation in response to red light flash. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

off 効果がとくに小さくなり，なかには単にd波は基線への復帰にすぎないような場合もみられた (Fig. 53)。

緑と青の網膜活動電位の間には，誘発電位におけると同様に，本質的な差異がみられない。a波には5波に当たる棘状波の重畳がみられる。b波はみられず，逆に白色光と同様に第2の角膜陰性変動が存在する。明順応時に明視的な赤色光に対してb波が現われ，より暗視的と考えられる緑・青色光に対してb波の抑制を思わせる第2の角膜陰性成分が現われることは一見奇妙な事柄である。そして緑・青色光に対する網膜活動電位に5波に当たる棘状波が重畳することは，暗順応眼における網膜活動電位についてみると明瞭である。Fig. 54, C•Dに示したように，5波が明らかに別の過程としてa波の上に重畳している。そして暗順応時の赤色光の網膜活動電位 (Fig. 54, B•B′) には8波に相当する棘状波が著明にみられ，この点，明順応時の応答と異なっている。

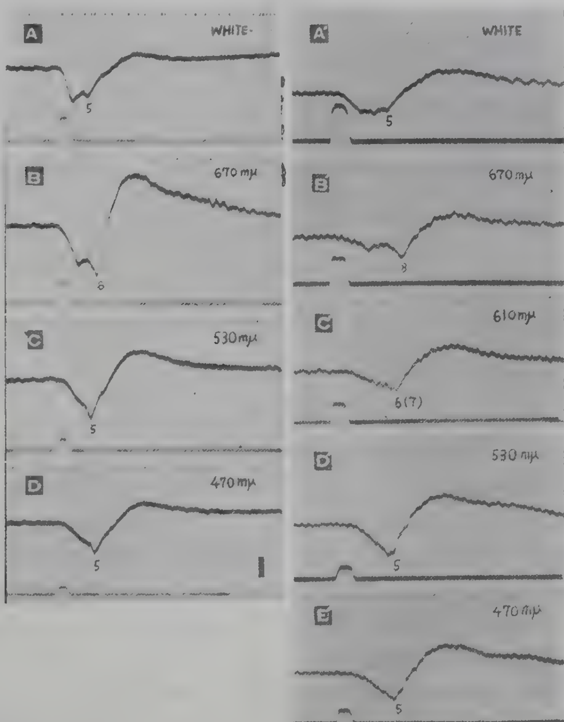


Fig. 54. The examples of ERG obtained by various colored light flashes from scotopic eye. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

視覚中枢誘発電位と末梢における電気的応答との関連

さて，ここで今までに述べてきた視覚中枢誘発電位と受容器における応答との間の関連性について考察してみると，その間に密接な関連性がみられる。まず白色光照射の場合につい

てみると，明順応時の誘発電位に棘状波が重畳するが，一方，網膜活動電位にも同様に棘状波の重畳がみられる。そして両者ともに，８個の棘状波がみられ，その数が相等しいこと，および Fig. 10•Table 1 に示されたように，両応答におけるそれぞれの棘状波の時間間隔にほぼ一致がみられ，対応性がみられることなどから，両者間に密接な関連性があることがまず推定される。また暗順応時に，誘発電位に５波が当たる棘状波が著明に大きく現われることをみたが，一方，暗順応眼の網膜活動電位においても５波が特異的に現われることは全く一致している。これらのことを考えてみると，中枢と受容器の応答におけるそれぞれの棘状波間の対応性はほぼ確実と考えられる。前述したように，誘発電位にみられる陽性波は，中枢ノイロン自体の興奮に起源をもつものではなく，恐らく視束の活動の物理的な反映であることを予想した。一方，網膜活動電位の棘状波については，網膜内の神経節細胞軸索の同期的放電によるものであることを知った。したがって両者の棘状波はともに伝導性組織における活動に起源をもつものであって，ただ両者は違ったレベルで記録されただけに過ぎないと考えられる。そして両者間の一致対応性からみて，受容器において発生した神経衝撃は直ちにそのままの形で中枢に伝えられるらしいことが，ここにおいてもうかがえる。誘発電位において，明順応時にはすべての棘状波がみられるが，明順応時に５波以外の棘状波は不明瞭であることは，網膜活動電位の場合とよく符合しているし，また暗順応時の誘発電位の１・２波が小さく，かつ潜時が明順応時よりも幾分長いことは暗順応時の網膜活動電位においても１・２波が不明瞭であること，および潜時がやや長いことなどと一致している。コイのいわゆる錐体電位について，御手洗ら（1955）は暗順応することによって電位の下降時間および潜時が増大することをみているが，フナの網膜活動電位においても同様な現象がみられ，類似性がみられる。

つぎに色光刺激の場合についてみると，やはり誘発電位と網膜応答の棘状波の間に対応性がみられる。明順応時および暗順応時ともに，緑・青刺激に対して誘発電位には５波の棘状波が選択的に現われており，一方，網膜活動電位においても５波がみられる。また黄・橙色光による誘発電位および網膜活動電位ともに６波（あるいは７波）に相当する棘状波がみられる。そして暗順応時の赤色光に対する誘発電位には，８波から再び後シナプス電位が現われることが明順応時と異なることは前に述べたが，一方，網膜活動電位をみると，暗順応時には８波に当たる棘状波が著明に現われており，誘発電位と全く一致している。

つぎに誘発電位の表面陰性成分についてみると，明順応時に中脳蓋中央部から白色光で誘発される応答には，初期と後期の２つの後シナプス電位が連続して現われ，また赤色光では経過の長い特異な後シナプス成分の興奮がみられるが，このような複雑な後シナプス電位の発生に関しては，果してどのような機序が存在するかが問題となってくる。いま，誘発電位を網膜活動電位と対応させてみると (Fig. 55)，明順応時，白色光に対する網膜活動電位にはｂ波がみられず，その相に第２の角膜陰性成分がみられる。そして暗順応眼ではｂ波がみられる。一方，誘発電位についてみると，明順応時には網膜活動電位の第２の陰性成分に対応する相に後期陰性成分が現われ，逆に暗順応時にはその相に陰性成分が現われず，陽性の変動を示している。さらに赤色光の場合についてみると，その網膜活動電位には明らかにｂ波がみられ，一方，誘発電位には後期陰性成分がみられない。そしてこのことは暗順応時，白色光における場合と同様な関係になっている。古くから提唱されてきた知見によると，ｂ波

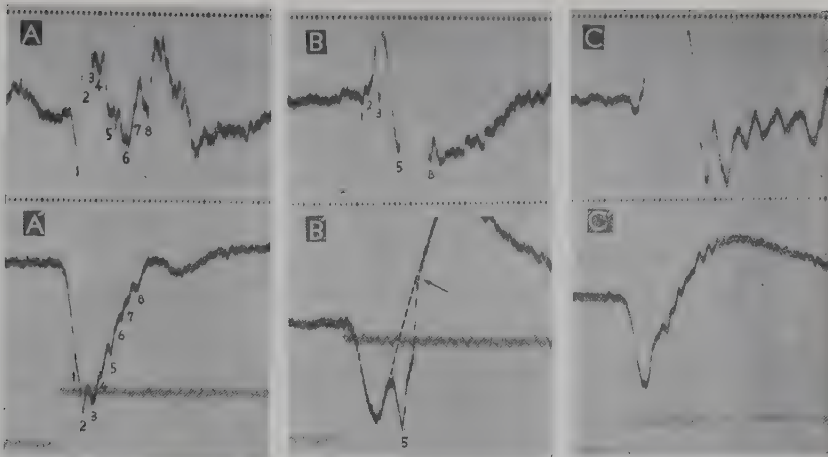


Fig. 55. Comparison between the central and retinal responses in *Carassius*. Records A and B show the responses recorded from the middle portion of the surface of the tectum to white light flash of contralateral eye of photopic (A) and scotopic (B) fishes. Record C, central response to red light flash. Records A′, B′ and C′, ERGs obtained from the excised eye. The graphs are prepared to show the cerrespondency between both ripples superposed on the central and retinal responses; therefore, marks of light stimulation in upper records are not applicable to lower records.

は興奮過程を示すものと考えられることから，明順応時，白色光による網膜活動電位にｂ波が現われず，その相が陰性の変動を示すことは逆に抑制過程の存在を暗示するものである。このような関係から考えるならば，明順応時，白色光によって誘発される電位のうち，後期陰性成分は末梢における抑制過程となんらかの関連をもって二次的に中枢に誘発される成分ではないかということが推測される。

さて，網膜活動電位にみられる第２の角膜陰性成分が果して抑制過程と関連をもつものであるかどうかという問題であるが，これについては視神経放電の記録によって明らかに知ることができる。Fig. 56, I・A および II, A は明順応時，白色光照射によって記録された視束の放電であるが，Adrian ら (1927) がアナゴ *Conger vulgaris* で記録したような大きな棘状の活動電位が得られる。このようにスパイク放電ではなく，周期的な棘状の形に記録されることは恐らく線維群に生ずる同期 (synchronization) によるものであると考えられる。記録にみられるように，摘出することによって全体の経過時が長くなっているが，白色光では８個の同期性放電がみられ，８波に続いて，すなわち網膜活動電位の第２の角膜陰性成分の相に一致して明らかに放電の抑制が起こっている。一方，網膜活動電位にｂ波がみられる赤色光について視神経放電をみると，白色光でみられたような放電の抑制はみられない。これらの事実から考えるならば，網膜活動電位にみられる第２の角膜陰性成分は，視神経放電機制の抑制に関連をもった網膜要素の示す電位変化らしいことが暗示される。そして白色光でみられた後期陰性成分は，上行する求心性衝撃の制止と関連して誘発される性質のものであることがほぼ推定される。最近，その極性が過分極の方向であることから，いわゆる錐体電位が果して神経放電に対する generator potential であるかどうか，あるいはむし

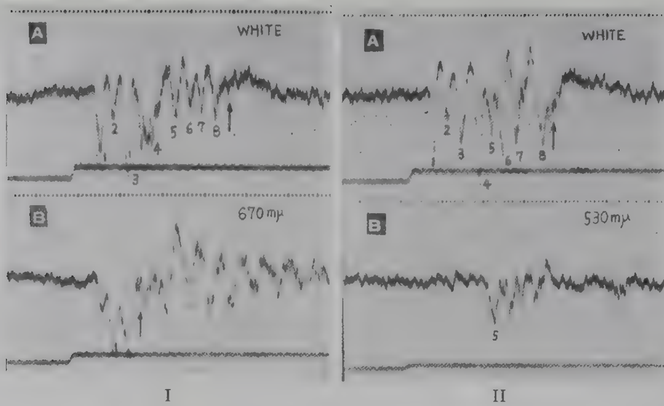


Fig. 56. Optic nerve responses in photopic *Carassius*. Arrows indicate the inhibition of nervous dischages. Time mark 1/120 sec.

ろ抑制的な働きをもつのではないかという点に関して論議されている。そしてこのような議論は，筆者のみた網膜活動電位の抑制過程に関連して興味深い問題であるが，網膜活動電位が mass response であるために，その間の関係についてはさらに論及できない。白色光の場合，視神経放電に，誘発電位・網膜活動電位にみられた棘状波と同様に 8 つの波がみられることは，視神経放電の各波が前 2 者の応答における個々の棘状波と対応することを暗示している。そして Fig. 56, II・B にみられるように，緑色光に対して 5 波から放電が始まっていることは，視神経放電の各波が誘発電位・網膜活動電位に重畳する棘状波と全く対応関係にあることを強固に示している。そしてこのことから，誘発電位にみられる棘状波が求心性神経衝撃の活動に起源をもつものであることが再確認される。

部位的にみて，後期陰性成分は中脳蓋の内側部位に現われ，外側部位あるいは後方部位ではみられないことは前述した通りである。後期陰性成分が末梢の興奮の抑制に関連して発生するものとするならば，中枢内のノイロンの興奮様式は領域によって相違しており，初期陰性成分が欠け，後期陰性成分だけを示す内側部位では，末梢から連続的な衝撃がみられる時には興奮が抑制され，求心性衝撃が抑制された時に応答が発生すると想像される。そして一方，外側部位では逆のような関係にあると考えなければならない。このような応答の部位的差異に関しては，明確なことは不明であるが，あるいはノイロンに，応答様式を異にする 2 種類のグループが存在するのかも知れない。

つぎに赤色光についてみると，内側部位では前述したように，中央部における応答の後半分に相当する陰性電位が記録される。そこで，若し白色光におけると同様に，内側部位では末梢の抑制過程と関連して興奮がみられるとするならば，当然，視束放電においてもその相に一致して放電の抑制がみられなければならない。事実，Fig. 56, I・B にみられるように，内側部位にみられる陰性成分の相に当たる相に一致して放電の抑制が認められる。 Fig. 57 は白色光および赤色光について，視神経放電の各波の振巾の平均を示したものである。多くの例からみて，赤色光では 1 波は白色光のそれよりも振巾が小さく，逆に 2 波が白色光より

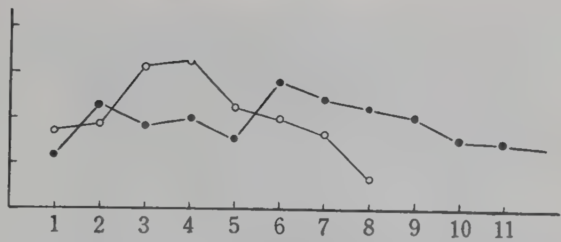


Fig. 57. Mean height of each spike in optic nerve discharges. Relative height, vertical. Numbers of ripple, horizontal. ● Red; ○ White.

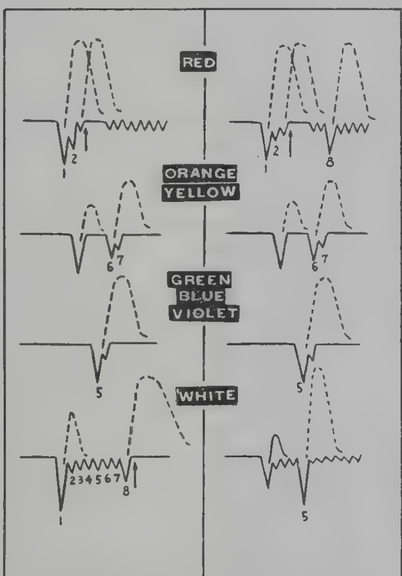


Fig. 58. Diagram showing speculation of the generation of the postsynaptic potentials in response to various colored light flashes. Broken line: Postsynaptic potential. Full line: Nervous activity. Arrows indicate the inhibition of nervous activity.

も大きいのが目だった特徴である。

さて，今までに観察してきた結果を総括し，幾分推測を混じえて波長による誘発電位の差異を示すと Fig. 58 の様である。

つぎに，くり返し刺激によって中枢に誘発される応答についてみると，明順応時，白色光では Fig. 59, A・Bに示したような応答が得られる。Enger (1957) によると，チラツキ刺激 (flicker stimulation)に対してタラの中脳から記録される誘発電位は 40 cycle/sec. まで刺激に応じて応答がみられ，それ以上の頻度の刺激では応答がみられないことをみている。本実験では約 5 cycle/sec. の頻数刺激を用いたが，このようなくり返し刺激に対して 2 発目以下の刺激に対する応答は，記録にみられるように初期陰性成分は 1 発目の応答のそれに比べてその経過時は短かく，波形がスパイク状となっており，その振巾はむしろ 1 発目のものに比べて大きい。しかし，標本によっては 1 発目と変わらない場合もみられた。一方，後期陰性成分については，2 発目以下は著明にその振巾が減少し，しかも峯分かれがみられる。そして記録Aに明らかなように，少なくとも 2 つの峯分かれが認められる。また記録Aでは後期陰性成分の潜時が短縮し，初期陰性成分に続いて速やかに後期陰性成分のたち上りがみられる。一方，赤色光の場合についてみると，くり返し刺激の効果は白色光におけるよりも著明に現われ，後半の陰性成分が著明に減小する。そして前半の陰性成分は白色光の初期陰性成分におけると同様に，あまり変化がみられない。これらのことを考えてみると，白色光における後期陰性成分と赤色光の後半成分はともにくり返し刺激に対して類似した消長を示すことから，それらの発生する機序が共通するものであることが暗示

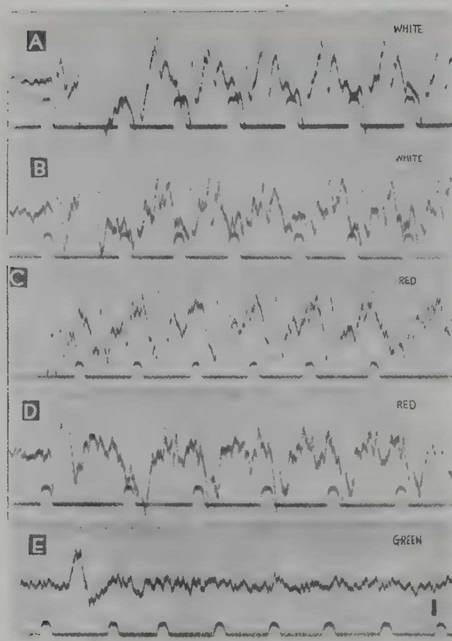


Fig. 59. Effect of flicker stimulation on visual center response. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

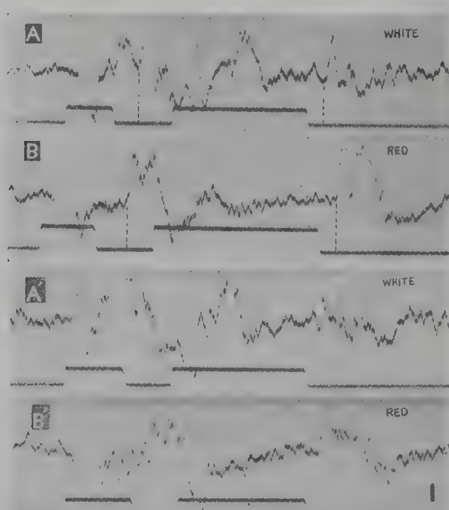


Fig. 60. Effect of conditioning illumination on visual center response. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

される．そして初期陰性成分が2発目以後経過時が小さくなること，および後期陰性成分が2発目以降，振巾が減少し，かつ，峯分かれすることは，シナプスにおける疲労によるよりも，受容器が光に対して順応した結果，神経衝撃に適応がみられ，それに応じて，衝撃によって活動する中枢ノイロンのunit数が減少し，ノイロンの発火の同期性が不完全になるものと思われる。一方，網膜活動電位と比較してみると，Fig. 59・A で後期陰性成分の潜時が短縮しているが，Fig. 61, II・A の網膜活動電位でも第2の角膜陰性成分の出現する潜時が2発目以降短縮しており，この点，両者間に対応関係が認められる．しかしながら赤色光のくり返し刺激に対する誘発電位は2発目以後著明に変化がみられるのに，網膜活動電位の記録では見かけ上そのような変化はあまり認められない (Fig. 61, II・B)。

つぎに短かい前照射に続いて，長時間の試験照射を与えた場合の応答をみると (Fig. 60), 前照射によって試験照射による応答はその振巾が減少し，とくに赤色光においては著明で，

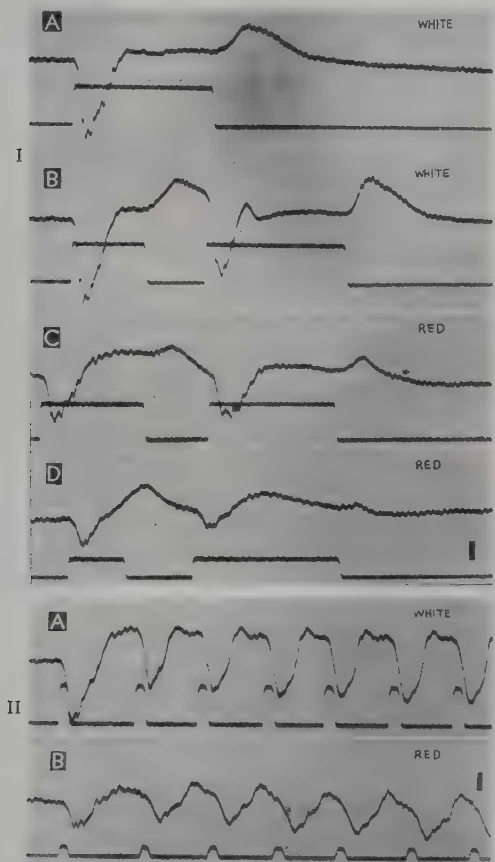


Fig. 61. I, effect of conditioning illumination on retinal response. II, effect of flicker stimulation on retinal response. Time mark 1/120 sec. Voltage calibration 30 μV.

後半成分は消失し，くり返し刺激におけるよりもその効果は著明である。一方，網膜活動電位についてみると，Fig. 61, I, C•D に示したように，見かけ上その on 効果は誘発電位ほど前照射の効果は著明でない。このことから考えて，誘発電位の後シナプス電位の振巾が前照射によって減少することは，あるいはシナプスの疲労によるのではないかと考えられるが，しかし次章において述べるように，視神経頻数刺激に対する中枢ノイロンの応答は 500 cycle/sec まで応じ得ることから考えて，シナプスにおける疲労現象に帰するよりも，むしろ順応の結果，末梢からの求心性衝撃のパターンの変化が大きく影響を与えるものと思われる。網膜活動電位に見かけ上，大した変化が認められなくても，なんらかの末梢過程における変化が，中枢応答の誘発に大きく影響を与えるものと想像される。つぎに off 応答についてみると，Fig. 60•A にみられるように白色光の場合，前照射の応答の off 応答は試験照射の off 応答よりもその潜時が長い。また赤色の場合も同様で，試験照射の off 応答は前照射の off 応答よりも早い潜時で現われる。そして網膜活動電位についてみると (Fig. 61•1)，試験照射に対する d 波が前照射における d 波よりも若干振巾が大で，そのたち上りが急峻で，頂点時も小さい。d 波の潜時自体にあまり差が認められないが，そのたち上りと頂点時の短縮が誘発電位の off 応答の潜時の短縮と関連をもつらしいことが推測される。

視神経電気刺激による視覚中枢誘発電位の分析

今までの章において光照射によって誘発される電位変化について報告し，受容器と視神経における応答との関連において種々考察を試みてきた。しかし光刺激は，より自然的ではあるが，受容器における順応の問題や，中枢に到達する衝撃のパターンが複雑であること，したがって中枢の興奮機制が複雑であることなど，多くの要素が介入し，たち入って誘発電位の分析をすることは困難である。そこで直接，視束に電気刺激を与え，刺激を単純化することによって誘発電位をしらべるならば，詳細な分析が可能であろう．そしてそれによって得られた知見から，光刺激に対する誘発電位について側面的に解釈を与えることが可能となるものと期待される。

第　一　部

§1 視神経の電気刺激に対する誘発電位

本実験においては自発的な放電は記録されない．これは視束の電気刺激によって誘発される電位変化は振巾が大きく，低増巾によったためと考えられる。フナの視束に極大刺激を与えて，中脳蓋中央部表面から記録される誘発電位を Fig. 62, A•B に示した．記録において，上方への振れは表面陰性の変動を示す。光照射によって誘発される応答に比べて，速やかな経過をもった電位変化が得られる。最初に始まる変動は表面陽性変動であって，これに続いて表面陰性を示す緩電位がみられる。そして陽性変動の下降期と陰性緩電位の上昇期に 2 つのスパイク電位が重畳している。それぞれのスパイクの潜時は本例では 2 msec., 4 msec, であるが，それらの潜時は標本によってわずかに変動する。それぞれのスパイクをスパイク 1 (S 1)，スパイク 2 (S 2) と呼ぶ。Fig. 62•B に示したように，なかには中脳蓋中央部での応答に 4 つのスパイク放電（記録の 1・2・3・4）の重畳する場合がみられたが，これは後述するように中央部において局所的にとらえられたものは，実は記録における 2・4 のス

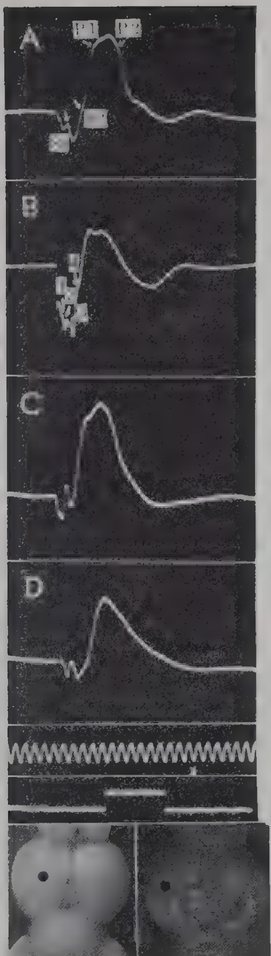


Fig. 62. A, typical record of electric response from the middle portion of the optic tectum in *Carassius* evoked by electrical stimulation of the optic tract. B, an example of the response in which four spike potentials are recorded. C, typical response in *Cyprinus*. D, typical response in *Anguilla*. Lowest diagrams show loci for active electrode on the tectum in *Carassius* (left) and *Cyprinus* (right). Negativity upward. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

パイクであって，1・3 のスパイクは遠方において生じたスパイク電位が同時に記録され，中央部での記録に混入して記録されたものと考えられる。

表面陰性の緩電位は，極大刺激では２つの成分から成っており，それぞれをＰ１，Ｐ２と呼ぶ。そしてこれに続いて陽性変動がみられるのが常であり，また標本によってはこの陽性相に続いて，遅れてもう１つの陰性変動が生ずる場合が時にみられた。同様な刺激に対するコイの記録 (Fig.62•C) をみると，本質的にフナと同じ応答が得られる。コイの中脳蓋の外部形態は若干フナにおけると異なっており，コイでは電極配置図に示した位置で誘導したものが，フナの中央部から記録した応答と相似の応答を示す。つぎにウナギの応答をみると，表面陰性の緩電位は一見して１つの成分しかみられない。そしてフナの誘発電位と比較して，その成分はＰ２に対応するものと考えられる (Fig. 62•D と Fig. 63)。Ｐ１の成分は存在しても不顕著なものと思われる。またウナギと同様に夜行性であって視覚機能の発達が悪いとされるナマズについても，ウナギにおけると同様な応答がみられ，陰性成分はＰ２に相当する成分だけがみられる。このことから考えて，Ｐ２成分だけが著明にみられることが夜行性魚類の誘発電位の特色と考えられる。

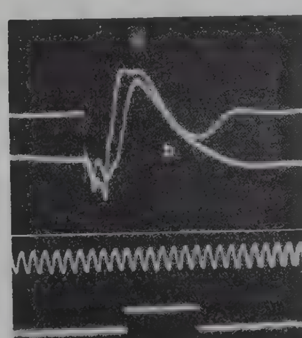
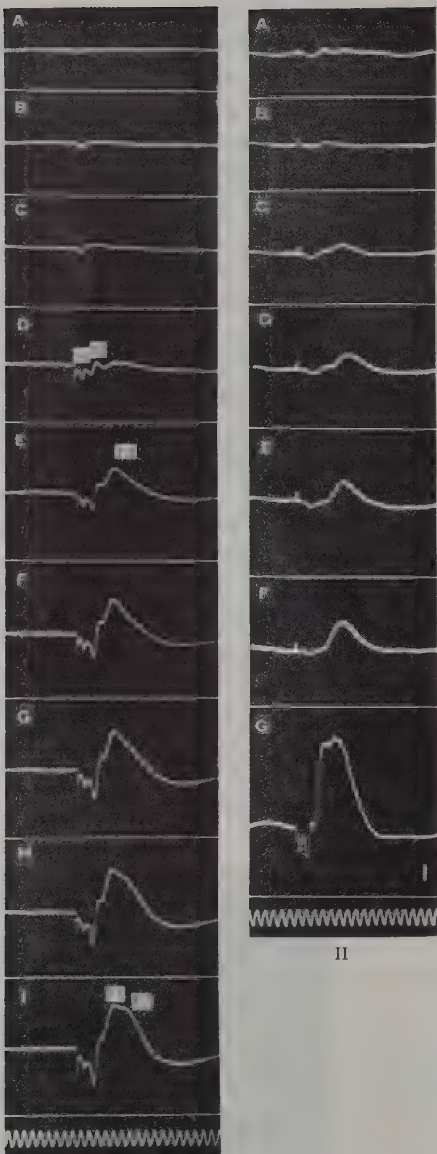


Fig. 63. Comparison between the responses in *Carassius* (a) and *Anguilla* (b). Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.



I

Fig. 64. Effects of stimulus intensity on the relative sizes of different components of evoked potential in *Carassius* (I) and *Anguilla* (II). Record G in II represents the response in *Carassius*. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

§2　誘発電位に対する刺激強度の効果

Fig. 64•1 は刺激の強さによるフナの誘発電位の変化をみたもので，誘導は中脳蓋中央部からのものである。弱刺激でまずスパイク電位だけが現われる。多くの例からみて，S 1 と S 2 の閾値はほとんど変わらないと思われるが，ごくわずかに S 1 の閾値が低いようにも思われた。そしてある刺激強度に達すると，まず P 1 に相当する緩電位が発生する。そしてさらに強度を高めることによって，初めて P2 成分が発生する。すなわち P2 の閾値は P1 のそれよりも大であることがわかった。閾刺激程度では両スパイクの振巾はほぼ同じであるが，刺激を強めるにしたがって S 2 の振巾が増大する。そしてこのことは，緩電位の上昇相に S 2 が重畳するために見かけ上増大がみられるのでないことは Fig. 65•2 にみられるように，陰性緩電位が著明でない部位で誘導した極大刺激に対する記録においても，S 2 の振巾が S 1 よりも大きいことからも知ることができる。

このほかに，刺激強度の増大につれて，刺激の artifact に続いて陽性変動が次第に現われてくるのが観察される。

一方，ウナギにおいては，Fig.64•II に示したように，ある刺激強度において緩電位が発生し，刺激強度の増大とともに次第に緩電位の振巾の増大がみられる。しかし極大刺激に達しても P1 成分は現われない。

§3　視神経活動電位

眼球の直後の視束に極大刺激を与

え，視束が眼窩の視神経孔（optic foramen）を出た位置で，視束の活動電位を記録した。Fig. 65•1 にみられるように，刺激に対して2つのスパイクがみられ，常にそれぞれのスパイクは陽性の変動に始まっており，三相性を示している。そして視束が中脳蓋に入る部位，すなわち中脳蓋の前端部位では，記録2にみられるように緩電位がスパイクに続いて現われている。このことから考えて，スパイクに続く陰性の緩電位は，中枢ノイロンに起源をもつものであることは明らかである。一方，中脳蓋中央部で記録される誘発電位に重畳するスパイクは，中枢ノイロンの活動によるものではなく，伝導による時間的ずれを考慮して，視束における2つのスパイクにそれぞれ対応するシナプス前線維の活動電位であることが推定される。事実， Fig. 64, I ,B•C にみられるように，中脳蓋上で記録されるスパイクも陽性に始まる三相性を示す。このことはすなわち， sink と source の関係からスパイクが伝導性のものであることを意味している。そしてまた，これらのスパイク電位がシナプス前線維に起源をもっていることは後述の procaine 処理，微小電極記録などによっても確かめられる。

つぎに一発の刺激で，視束から2つのスパイクが記録されることは，それぞれのスパイクは伝導速度を異にする2群の神経線維の示す同期的活動電位であることを示すものであり，このことは次節で述べる解析からも確かめられる。そこで刺激電極と誘導電極の距離と，スパイクの潜時からそれぞれのスパイク電位の伝導速度を求めると， Fig. 65•1 の記録で，スパイク1およびスパイク2の潜時はそれぞれ 0.5 msec および 1 msec. であり，刺激と誘導両電極間の距離は約 5 *mm* であるから，それぞれのスパイクの伝導速度は 10m/sec. および 5m/sec. と計算される。一方，Fig. 66 に示したように，視束上の異なった部位に弱刺激を与え（電流滑走を考慮して），中脳蓋中央部からの誘発電位に重畳するスパイク電位の潜時のずれと，電極間距離からスパイクの伝導速度を計算

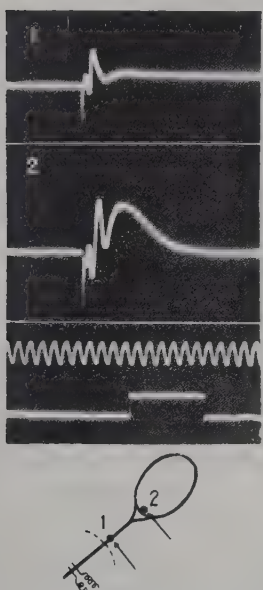
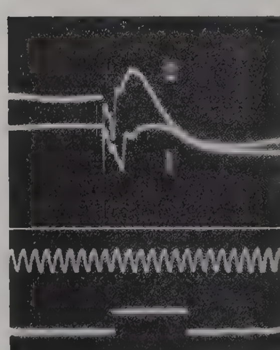
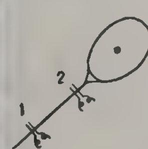


Fig. 65. Record 1, action potential of optic nerve. Record 2, evoked potential recorded from the nasal part of tectum. Lowest diagram, arrangement of recording and stimulating electrodes. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mv.





LATENCY OF SPIKE POTENTIAL

	SPIKE 1	SPIKE 2
1	1.45	3.2
2	0.9	1.8

Fig. 66. Comparison between the responses evoked by the stimulation of different levels in optic tract, as shown in the scheme. Time mark 2msec. Voltage calibration 1 mV.

すると，それぞれ 6.5*mm*/0.55msec.=11.8m/sec.，6.5*mm*/1.38 msec.=4.7 m/sec. となり，上記の値とほぼ一致する。視束は中脳蓋に入って細いシナプス前線維となっているが，これらの線維の伝導速度は，後述するように急激に減少し，視束のそれのほぼ 1/3 に低下する。そしてこれらの伝導速度の値は Buser (1955)，木川ら (1958) によって測定された値とほぼ一致がみられた。

§4 視神経活動電位の Reconstruction

フナの視束を構成する神経線維の分布についてみると，種々な径をもった線維が存在する (Fig. 67, B•C)。そして細い線維は視束の周辺部に主として存在しており，内部にいくにし

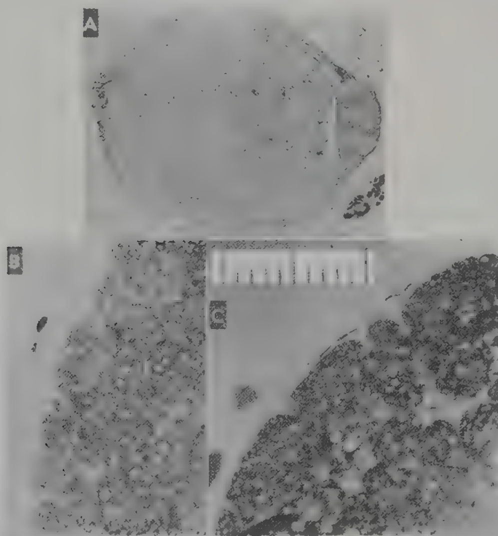


Fig. 67. Photomicrographs of the optic tract in *Carassius*. A, whole optic tract. B and C, optic nerve fibers stained with osmium tetroxide. Scale, 10 and 50 μ respectively.

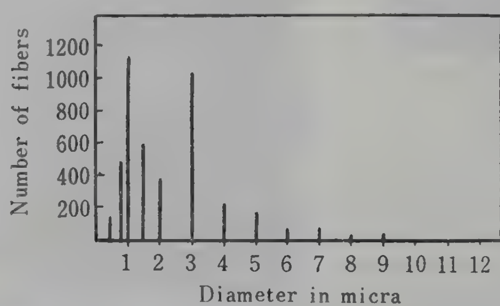


Fig. 68. Distribution of fibers according to size of the optic nerve in *Carassius*. Total number of fibers calculated–3655.

たがって太い線維がみられる。このことは ADRIAN ら (1927) がアナゴで，BISHOP ら (1953) がネコの視束でみた事実と同様である。いま，フナの視神経線維の外径と，その数との関係を求めると Fig. 68 のようなヒストグラムが得られる。1 μ から 3 μ の範囲の線維が多数を占め，1 μ と 3 μ とにピークがみられる。

一般に神経線維は，その径の大きさと伝導速度が比例関係にあることがみられているが，(BLAIR と ERLANGER (1933), ZOTTERMAN (1937), GASSER と GRUNDFEST (1939)), GASSER らの方法に基づいて，上記の結果から得られる理論的な活動電位の reconstruction を求めると Fig. 69 に示した結果が得られる。理論的に得られた活動電位と実際に測定したものと，波形において完全に一致したとはいえないが，少なくとも視束刺激によって2つのスパイク電位が得られることが理論的に示される。そしてスパイク1は 2 μ から 6 μ（主として 3 μ），スパイク2は 1 μ から 1.5 μ の径をもつ線維の示す活動電位であることが確かめられた。

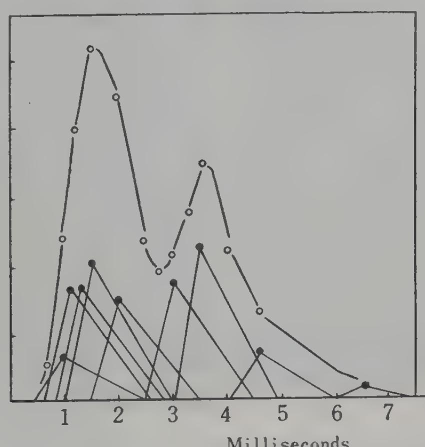


Fig. 69. Reconstruction of the optic nerve in *Carassius* from the data comprised in fig. 68. Open circle, summation of the triangles. The base of triangle is in accord with spike duration of 2 msec., and the crest time is set at one-third of the duration.

§5 procaine および nicotine の誘発電位に対する効果，および微小電極による誘発電位の記録

前述した結果から，中脳蓋中央部から得た誘発電位のうち，スパイク電位はシナプス前線維，緩電位は中枢内ノイロンに起源をもつものであることが推定されたが，このことをさらに確かめるために procaine の効果をしらべた。1.5%の procaine 溶液を光照射による場合と同様な方法で中脳蓋に作用させ，時間的に誘発電位の各成分の消長についてしらべた。Fig. 70 にみられるように，時間の経過とともに急速に陰性成分は消失し，一方，スパイク電位はほとんど変化がみられなかった。そして緩電位の成分 P 1・P 2 はほとんど同じ経過で消失し，いずれか一方が procaine 処理に対して抵抗が強いというようなことは多くの例をみたが観察されなかった。そして陰性成分に先行する陽性電位は，procaine 処理によって



Fig. 70. Effect of procaine. Records from the top downwards are taken before application of procaine, 20″, 40″, 1′, 1′30″, 2′, 2′20″, 2′40″, 3′ and 3′30″ thereafter. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

消失しないことから，陽性電位は中枢に起源をもつものでないこと，少なくとも電極の置かれた部位において垂直な方向の要素に起源をもつような局所的な電位変化ではないと考えられる。以上の結果から，陰性緩電位は中枢内ノイロンにおいて発生するものであることが結論される。

つぎにシナプス遮断剤の nicotine の作用についてみると (Fig. 71), 適用後，1分で陰性成分の振巾が著明に増大するのがみられ，またその経過時が延長し，下降相が延長するのがみられた。しかしながら，光照射でみられたような陰性成分の消失は観察できず，終局においてはわずかに適用直後に比べて振巾の減少がみられるに過ぎなかった。

微小電極の中脳蓋刺入による誘発電位の変化をみると， Fig. 72 に示したようにある層において陰性成分の極性の反転がみられた．そしてこの反転の位置は光照射の場合にみられた層とほぼ一致し，また極性の反転は急速に起こるのが観察された．一方，記録にみられるように，スパイク電位の反転は起こっていないことから，スパイク電位の起源はシナプス前線

維であることが再確認される。そして今までにみてきた結果を総合して，陰性緩電位は局所的に発生する後シナプス電位であることがここに結論される。そして微小電極による記録で，陰性電位が若し伝導性のものであるならば，中脳蓋の神経構造から予想されるような，陰→陽陰→陽の経過を示す移行的な位相変化がみられなければならないが，これがみられないことから，緩電位は伝導の結果形式されるような電位変化ではないことを示している。

§6　直接刺激に対する応答

中脳蓋に直接刺激を与えた場合に，刺激部位に生じる電気変化についてしらべた。弱刺激

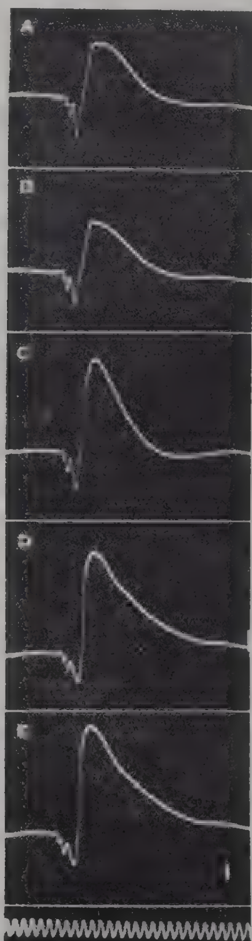


Fig. 71. Effect of nicotine. Records from the top downwards are taken before application of nicotine, 30″, 1′, 3′ and 5′ thereafter. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

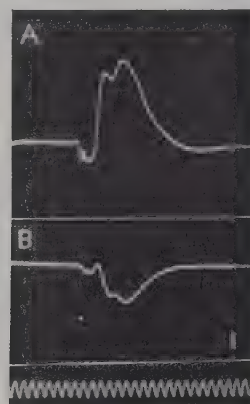


Fig. 72. A, response from the surface of the tectum in *Carassius*. B, record after deep penetration of fine electrode. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

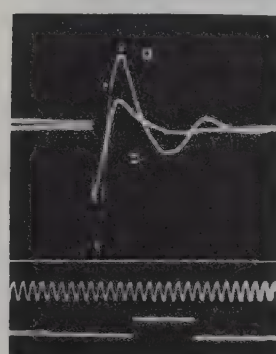


Fig. 73. Response to direct stimulation. a, response to maximal stimulation. b, response to weak stimulation. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

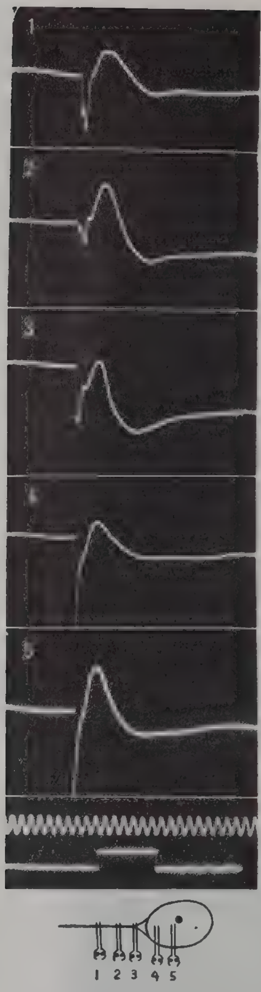


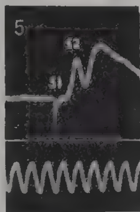
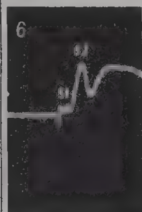
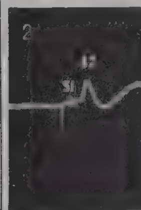
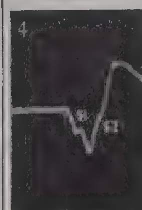
Fig. 74. Series of records showing the gradual shift in the responses evoked by the stimulation of different levels in optic tract and tectum, as shown in the scheme. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

では，Fig. 73-b にみられるように陰性成分だけがみられ，誘発電位にみられたスパイク電位はみられない。刺激の直後の陽性の振れは artifact である。一方，強刺激（記録 a）では，陰性成分に 2 つの成分がみられる。Fig. 74 は最下図に示したように，違ったレベルで視束に刺激を与えた場合の誘発電位を追求したもので，電流滑走を考慮して弱刺激を用いた。記録 5 の直接刺激では，誘発電位（記録 1・2 および 3）と同様に陰性緩電位が発生するが，スパイク電位は多くの場合現われない。本例ではスパイクの痕跡がみられているが，しかし直接刺激でも神経構造から考えて，シナプス前線維が刺激されることは当然起こり得ることであろう。そこで，誘発電位の陰性成分と，直接刺激に対する応答の陰性成分とは，その起源が同一であるかどうかという問題であるが，記録にみられるように，それぞれの陰性成分は連続的に潜時の短縮がみられ，その波形も類似していることから，両陰性成分はその起源が同一のものであると推定される。そしてしばし高等動物の直接皮質応答 (direct cortical response) で論議されているようなデンドライト電位に相当するものではなく，やはり後シナプス電位と考えられる。そして強刺激で得られる直接応答 (direct response) の 2 つの陰性成分は誘発電位の P1・P2 に対応するものであろうと思われる。

§7 誘発電位の局所的差異

視束に極大刺激を与え，中脳蓋の各部位で誘発電位を記録すると，光照射で見られたように応答の波形が部位によって異なることが観察された。前述したように，視束は 2 つに分枝して中脳蓋の異なった領域に中脳蓋の後方に向ってシナプス前線維を送っている。したがって記録される線維の活動電位の潜時は，部位によって当然異なると考えるれる。中脳蓋の各部位におけるスパイク電位の潜時は，Table 3 に示したように中脳蓋の前方（記録5・6）において最小で，ついで内側部位で，中央部，外側部位および後方部位は最大の潜時となっている。内側部位での潜時が短かく，そして電極位置を示した図の 1・7・8 の諸点は中脳蓋前部からの距離が内側部位とほとんど異ならないにもかかわらず，スパイクの潜時は急激に長くなっており，

Table 3. Latencies of spike potentials recorded from different parts of tectum. Numeral at the upper left corner represents location of points at which potentials are obtained, as shown in the scheme.

				
S1	0.9	1.0	1.1	1.6
S2	1.8	1.8	2.7	3.9
				
S1	1.6	1.64	1.64	1.5
S2	3.9	3.9	3.6	3.5



そして中脳蓋前部から4までの距離は，これに比べてずっと長いにもかかわらず，4の位置での潜時は1におけると変わらない。これらのことから考えて，神経線維の伝導速度が急激に内側部位附近から不連続的に減少することが考えられる。中脳蓋上で急激にスパイク電位の潜時の延長が起こるという事実は，中枢内のシナプス前線維の伝導速度が視束の神経線維のそれに比べて非常に遅いことを示しており，神経線維の伝導速度は神経の束では速く，細く分枝するとともに減少すると考えられる。2の部位でのスパイクの潜時が短かく，これに隣接した8での潜時が急激に長くなっていること，そして8と1および4でのスパイクの潜時がお互にあまり差がみられないことから考えて，中脳蓋中を走るシナプス前線維は模式的に Fig. 75 に示したように走行しているものと推定される。そして内側部位附近までは medial optic tract が束をなしたままであることは，解剖学的所見からも知ることができ，また，上述したシナプス前線維の走行状態も解剖所見から確認できる。すなわち Fig. 75 に

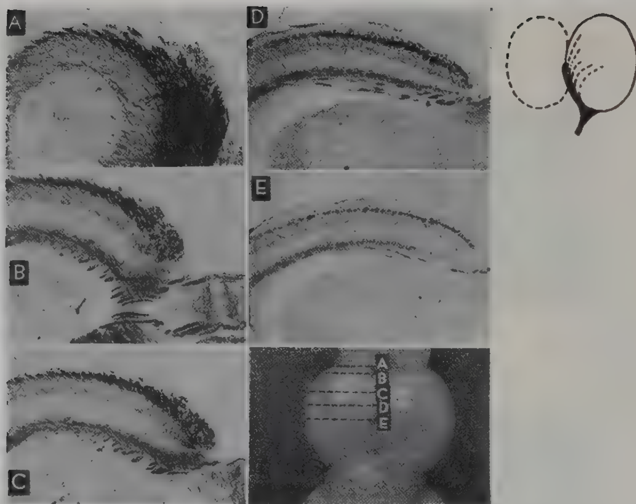


Fig. 75. Microphotographs showing details of the spread of medial optic tract fibers in different levels of tectum. Right diagram showing the spread of pre-synaptic fibers.

示すように，中脳蓋前部では medial optic tract の線維は写真面に対して斜左右，平行に走っているが，後方部位では写真面に垂直の方向に走っており，線維の断面がみられる。このことからみても Fig. 75 の模式図に示したシナプス前線維の走行状態が予想される。

さて，つぎに中枢内を走行するシナプス前線維の伝導速度を近似的に計算してみると，Table 3 の電極位置図の 2 の位置からそれぞれ 8・7・1 の位置までを近似的に 2 *mm* と考えると，2と 8・7・1 における応答のスパイク電位の潜時の差が，スパイク 1 は 0.5 msec., スパイク 2 は1.2 msec と見なされるので，それぞれの伝導速度は 4 m/sec. および 1.7m/sec. となり，視束におけるそれの⅓の伝導速度が計算される。

前述したように，中央部ではしばしばスパイクが 4 つ記録されることがあったが，これは中央部ではシナプス前線維が長く，したがって伝導速度の関係からスパイクの潜時が長い。そして例えば内側部位では中央部位よりも以前に衝撃が到達するので，中央部ではその衝撃が同時に記録されるものと考えられる。 Fig. 76 に例を示した。

つぎに陰性緩電位の部位的差異についてみると (Fig. 77), 中脳蓋中央部の領域でその振巾が最も大きい。そして中央部では P1 と P2 の 2 成分がともにみられるが，部位によってその現われ方が異なっているのが観察される。すなわち中央から内側部位寄りの領域 (Fig. 77. 7・8・2) では P1 に比べて P2 が優勢で，とくに内側部位(2)では P2 だけが陰性緩電位成分としてみられ，2→8→7 と中央部に寄るにつれて P 1 が成長するのが観察される。そして外側部位寄りでは逆に P 1 が優勢で，外側部位 (3) では P 1 だけが記録されることが多い。一方，後方部位(4)ではまた P1 だけが記録される。そしてこのような陰性緩電位成分の発生に関する部位的差異は，ちょうど光刺激でみられた陰性成分発生の部位的差異と全く同様な関

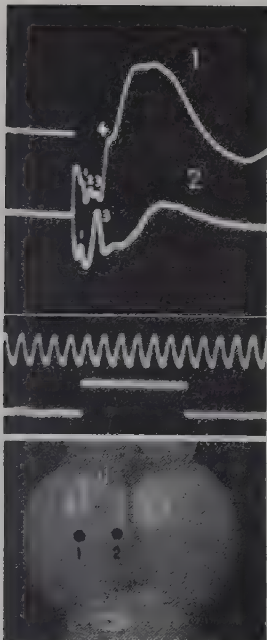


Fig. 76. Showing the first and third spikes superposed on the response at the middle portion of tectum (1) coincident exactly in latencies with spikes of the response at the inner side of tectum (2). Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

係にあることが観察される。すなわち光刺激でみられる初期陰性成分 (PSP1) と P1, 後期陰性成分 (PSP2) と P2 が相対応するものらしいことが推測される。そしてウナギでは光刺激によって PSP2 がみられ，一方視束電気刺激によって P2 成分だけがみられることからも，光刺激および視束電気刺激で誘発されるそれぞれの陰性緩電位成分の間に対応性があることが確かめられる。 Fig. 77 の記録 4 や 9 にみられるように，後シナプス成分に続く陽性相におくれて，再び陰性電位が生ずるが，これは P1 成分が優勢にみられる領域，すなわち外側領域および後方の領域の応答によく現われている。このように遅れて現われる陰性電位の発生機序については今のところ不明である。

つぎに光照射の部で観察した，異なった視束分枝に連なるシナプス前線維の投射する領域の区別をさらに詳細にしらべるために，分枝の切断実験を行なった。Fig. 78 は medial optic tract を切断した場合の結果を示したもので，それぞれの分枝の投射する領域をかなり明確に知ることができる。すなわち medial optic tract からの線維が投射する領域（背面領域と仮りに呼ぶ）では，切断によって陰性緩電位の消失がみられ，切断後は陽性の電位が記録されるのが特徴である。そしてこのように分枝を切断しても陽性電位が残存してみられることは，刺激に続く陽性電位がその部位において局所的に発生するものではなく，非生理学的な電位であることを示している。一方， Fig. 79 にみられるように， lateral optic tract の切断によって外側部位寄りの領域（側面領域と呼ぶ）では陰性成分は消失するが（記録 5)，背面領域ではその消失がみられない。そして lateral optic tract を切断した場合には，側面領域では陽性電位の残存がみられないことが，背面領域における場合と異なっている。

つぎに一方の分枝の切断によって，これと反対側の分枝の投射している領域での電位にどのような変化がおこるかについてみると，medial optic tract の切断によって側面領域の誘発電位には著明な差異が認められないが， Fig. 80 にみられるように， lateral optic tract の切断によって背面領域での応答は幾分変化がみられ，切断後は背面領域では陰性成分の増大がみられる。これは他領域との生理的な干渉が断たれるために生じたものではなく，後に記するように単なる物理的な理由によるものと考えられる。すなわち陰性成分に先行している陽性変動が lateral optic tract の切断前よりも小さくなることと，前述したように medial optic tract の切断後も，背面領域では陽性電位が残存するという事実から考えて，背面領域には側面領域の興奮に起因する陽性の電位が電場的に加わっていると考えられ， lateral

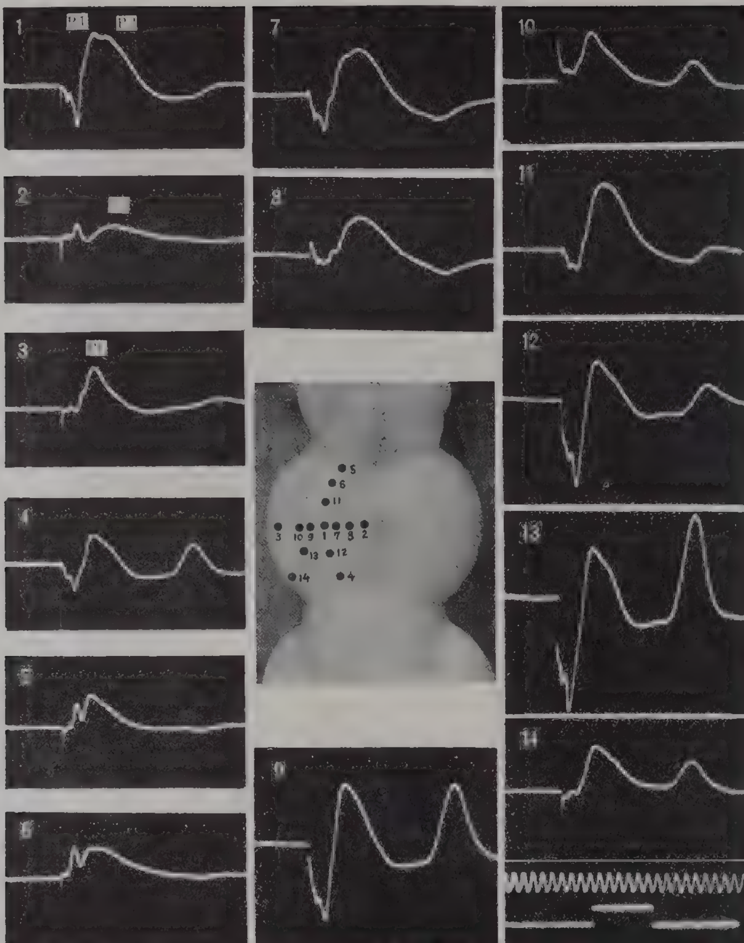


Fig. 77. Topographic variations of the response in *Carassius*. Numeral at the upper left corner in each trace represents location of point at which potential is obtained, as shown in the scheme. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

optic tract の切断によって陽性電位が消滅するために，見かけ上，陰性成分の増大がみられるものと想像される。

Fig. 81 は中央部と内側部位に直接刺激を与え，その部位での応答を記録したもので，視束を介して刺激した場合のように両応答間に波形および潜時の部位的差異がみられなかった。

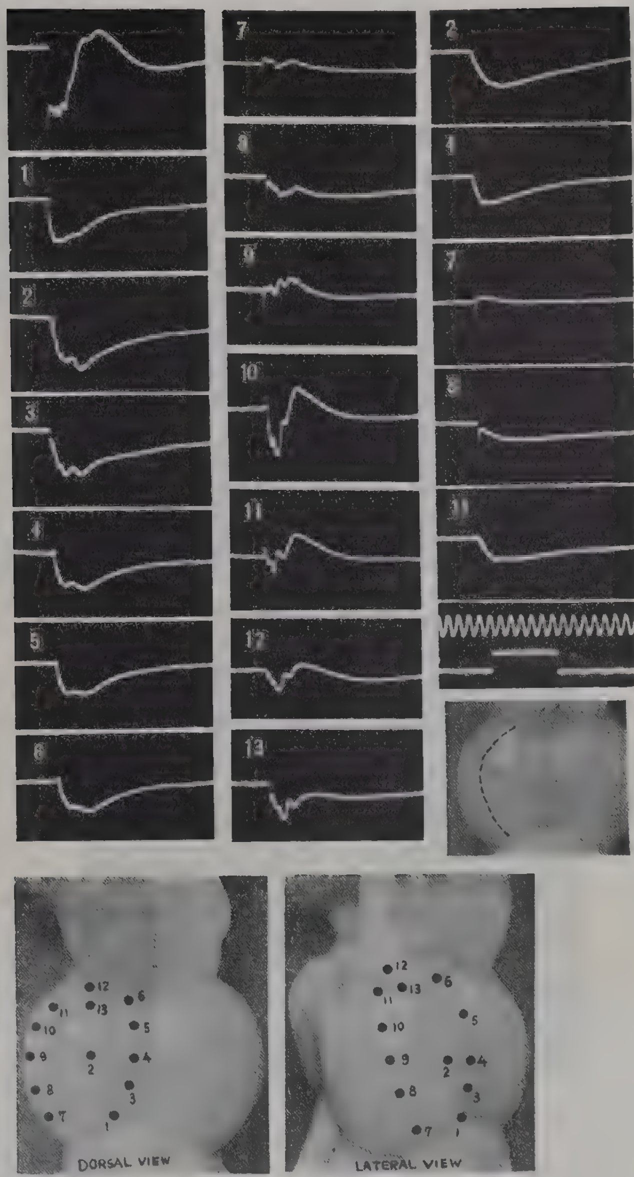


Fig. 78. Effect of sectioning of medial optic tract on the responses recorded from various parts of tectum as shown in the scheme. First record was taken from point 2 before section of medial optic tract. Right side records were taken after section of both medial and lateral optic tracts. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

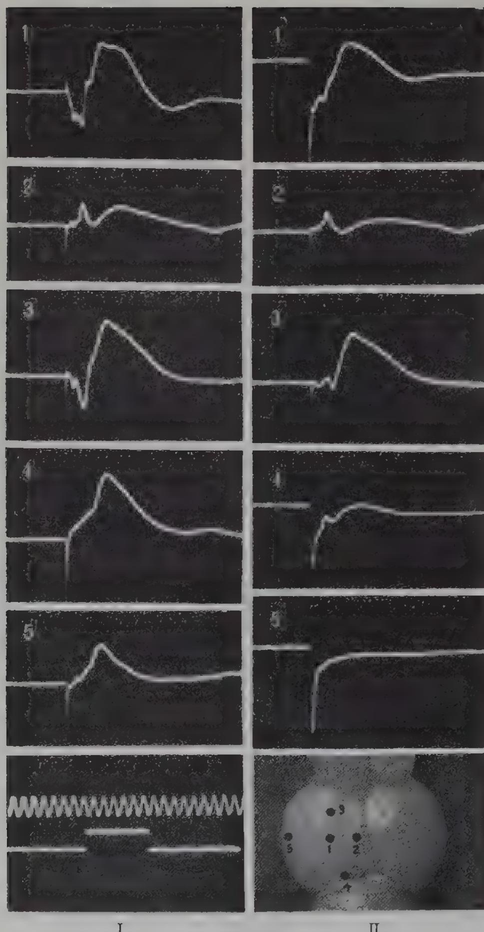


Fig. 79. Effect of sectioning of lateral optic tract. I, responses taken before section. II, responses taken after section. Numeral at the upper left corner in each trace represents location of point at which potential is obtained, as shown in the scheme.

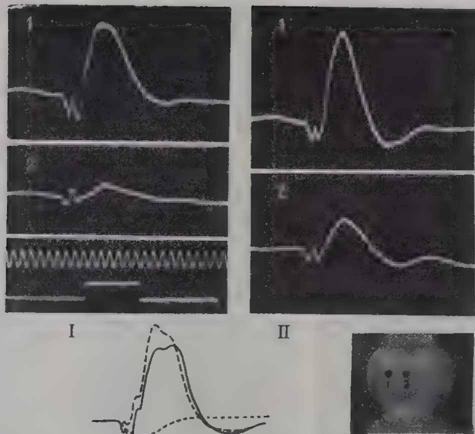


Fig. 80. Effect of sectioning of lateral optic tract on the responses recorded from the dorsal area of tectum. I, responses taken before section. II, responses taken after section. Diagram showing speculation about the effect of sectioning of lateral optic tract. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

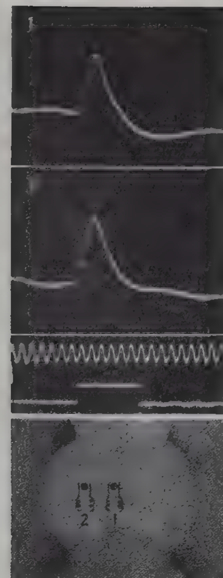


Fig. 81. Direct responses recorded from different parts of tectum, as shown in the scheme. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

§8　重複刺激に対する誘発電位

つぎに2つの極大刺激を連続して与え，その時間間隔を変えることによる応答の変化をしらべた。Fig. 82 はその1例を示したもので，刺激間隔の短縮とともに，第2の刺激に対する応答の振巾は相対不応期のため減少していく。そして本例では約 6 msec. の刺激間隔まで刺激に対するそれぞれの応答が分離してみられるが， 4 msec. より陰性緩電位の間に加重が起こっている．そしてこの加重は第1の刺激に対する P2 成分と，第2の刺激に対する P 1 成分とが加重して生じたものであることは， 4 msec. で加重が起こった場合，その加重成分の頂点時がちょうど第1刺激に対する P2 の頂点時と一致し，さらに刺激間隔を縮少しても頂点時はほとんど変わらないことから知ることができる。そして本例では絶対不応期は約 1 msec. と考えられる．しかしながら絶対不応期は標本によって若干異なっており，一般に 1 msec. から 2 msec. の間と考えられる。そして絶対不応期はスパイクの潜時，すなわち衝撃の伝導速度と平行関係にあり，潜時の短かいものほど絶対不応期が短かいという関係がみられた。

論　　　　議

陰性緩電位およびこれに続く陽性後電位の発生機構について Buser (1955) は Fig. 83 に示したような考察を試みている．すなわち求心性衝撃によって，ますAに示したように樹枝状突起の極が sink となり，そして深層の細胞体が，source となる．このため中脳蓋表面に

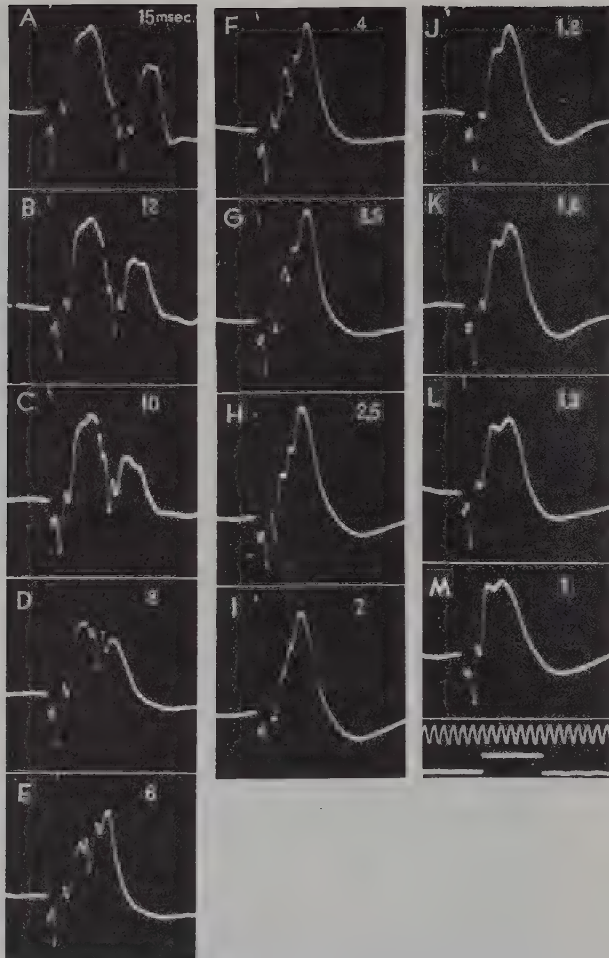


Fig. 82. Responses obtained by successive stimuli with various intervals indicated at the upper right corner. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

おいては陰性の電位が記録される。そしてこれについで，逆に樹枝状突起の極が source となり，細胞体が sink となるために (B)，陰性変動に続いて陽性変動が記録され，全体として応答は2相性となる(C)。そして応答は樹枝状突起の応答成分と細胞体の応答成分との合成であって，陽性後電位は細胞体の応答による成分であって，これが表面では陽性に記録されたものであるとしている。筆者の観察において，微少電極の刺入によって深層において，陰性緩電位の極性の反転が急激にみられることは，表層が sink となる場合に，深層が source

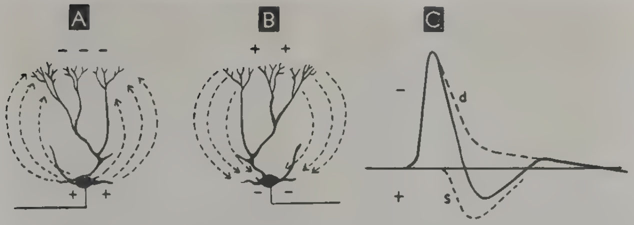


Fig. 83. Hypothetical interpretation of the generation of post-synaptic excitation suggested by BUSER (1955). Diagrams A and B showing the lines of current flow around cell body with dendrites in different phase of the response. Further detail in text. Diagram C showing theoretical reconstruction of the response. d: Response of dendrite poles. s: Response of neuron soma.

となるという点で理解することができ，陰性電位は表層の sink に基づくという点に関しては BUSER と一致するが，陽性後電位が細胞体自体の応答成分であるとは考えられない。中脳蓋の神経構造をみると， efferent neuron の細胞体は比較的表層に存在しており (Fig. 3), その樹枝状突起は比較的短かいと考えられる。したがって，もし細胞体そのものの応答が記録されるとするならば，このものは表面において陰性の電位変化として記録されなければならないと考えられる。そして若し，陽性後電位が細胞体自体の応答電位であるとするならば，微少電極の刺入によって細胞体の層において陽性後電位に一致した相が陰性電位として記録されなければならないが，そのようなことは認められない。これらのことから陽性後電位は細胞体自体に起源をもつものとは考え難い。そして前述したように，陰性後電位はその極性の反転が急激に起こることと，相当深層でないと反転が起こらないことからみて，局所的な後シナプス電位であると考えられる。ネコの視覚領に誘発される応答をみると，その波形はフナの中脳蓋中央部での応答と類似した形を示しており，そしてネコの皮質応答では artifact に続く陽性電位は，中枢内におけるノイロン自体の活動によるものとされている。このことから考えて，フナにみられる陽性電位も中枢ノイロンに起源をもつものではないかという疑問が生じるが，この陽性電位は procaine 処理によっても消滅しないこと，また medial optic tract を切断しても中央部で依然残存すること，そして lateral optic tractの切断によって消失することなどから，中枢に起源をもつものではなく，外側部位の興奮によって生じる電場的影響により形成されるものと考えられる。そしてネコなどで観察される陽性電位と全くその性状を異にすることは，中枢の神経構造が全く異なる点からも当然のことであろう。2つの分枝によって分かたれる領域相互間において，興奮に際して生じる電場をみると，切断実験からうかがわれるように，背面領域の表面には側面領域の興奮によって生じる陽性の電位が電場的に加わっており，逆に側面領域にはほとんど反対領域からの電場的影響はみられない。このような差異は恐らく中脳蓋の立体的構造の特殊性によるものと想像される。

さて，つぎに1発の刺激で生じた2つの成分， P1・P2 が同じノイロンの連続的興奮によって生じるものか，あるいは別々のノイロン群の興奮によって発生するものであるかの問題である。2つの相次ぐ刺激に対する応答で， 4 msec. で後シナプス電位の加重が起こるのがみられた。そしてこれは第1刺激の P2 と，第2刺激に対する P1 との代数的な加重であ

ることは前述した通りである。そしてさらに時間間隔を短縮してもほとんど加重した成分の頂点時が変わらず，第2刺激に対するP1が第1刺激に対するP2よりも先行するような時間間隔（約2.5 msec 以下）で第2刺激を与えても，やはり上述の成分の間で加重が起こっている。このことは明らかにP1とP2がその発生起源を異にすることを示すものであって，各々は異なった種類のノイロンの興奮によって発生するシナプス電位であると考えられる。そして誘発電位の部位的差異についての実験から明らかにされたように，P1は光刺激によって誘発されるPSP 1と同じノイロンから発生するものであって，P2はPSP 2を発生させるノイロンとその発生起源を同一にするものであることが推察される。そしてこのことはウナギの実験についてみると一層確かである。ところで,光刺激の場合では，PSP 2はPSP 1よりもその閾値が小であったが，視神経刺激の場合は逆にP2はP1よりも閾値が大である。このような相違は視束の直接刺激と，受容器を介する自然刺激との間の求心性衝撃のパターンの差異によるものと考えられる。

光照射による実験から，誘発される後シナプス電位の誘発機制に関して，PSP 2は求心性衝撃の抑制と関連して発生するらしいことを推測した。そして衝撃によってまずPSP 1が誘発され，衝撃が続いている期間はシナプス成分の興奮はみられず，衝撃の急激な制止にともなってPSP 2が誘発されることが暗示された。そこで，視束刺激で得られるP1・P2成分がそれぞれPSP 1・PSP 2に対応し，各々が同じノイロンの興奮に起源をもつものであるとするならば，光刺激によるよりもはるかに単純化された視束刺激を用いて後シナプス電位の性状についてさらに追求することによって，光照射に対する応答の発生機構が一層明らかにされることが期待される。

第 二 部

§1 連続刺激に対する誘発電位

通常，光刺激によって生ずる求心性衝撃は連続したスパイク電位である。しかし魚類の視束では同期によって形成された経過の長い棘状波の連続として記録される。そしてこれらの衝撃のパターンは刺激の強さ，波長および受容器の順応状態などによって異なり，そのパターンに応じて異なった様式で後シナプス要素の興奮が誘発されると考えられる。そこで，このように光刺激による誘発電位は連続的な求心性衝撃によって誘発されるものであることから，その発生機序を追求するためには視束に連続刺激を与えて，これに対する応答について追求することが必要と考えられる。

Fig. 84は中脳蓋中央部から記録したもので，視束に種々な間隔で連続刺激（極大刺激）を与えた場合の応答の変化についての1例を示した。刺激間隔が20 msec. 程度の頻数刺激に対しては，記録にみられるように，2発目以後の応答はその振巾がやや減少し，そして多くの場合，下降相が緩やかになるのが観察された。そして刺激間隔が短縮されるにつれて，2発目以後の応答の振巾は徐々に減少し，とくに2発目の刺激に対する応答が小さく現われる。この2発目に対する応答が特に小さくなるということは，恐らく1発目の刺激に対して中枢ノイロンは最大興奮で応答し，それに対する相対不応期のために2発目の応答が小さく現われるものと思われ，3発目以後は幾分興奮性が回復するものと想像される。そしてこの例では刺激間隔が4.3 msec. まで，刺激に対して振巾は小さいながらも毎回応答が現われて

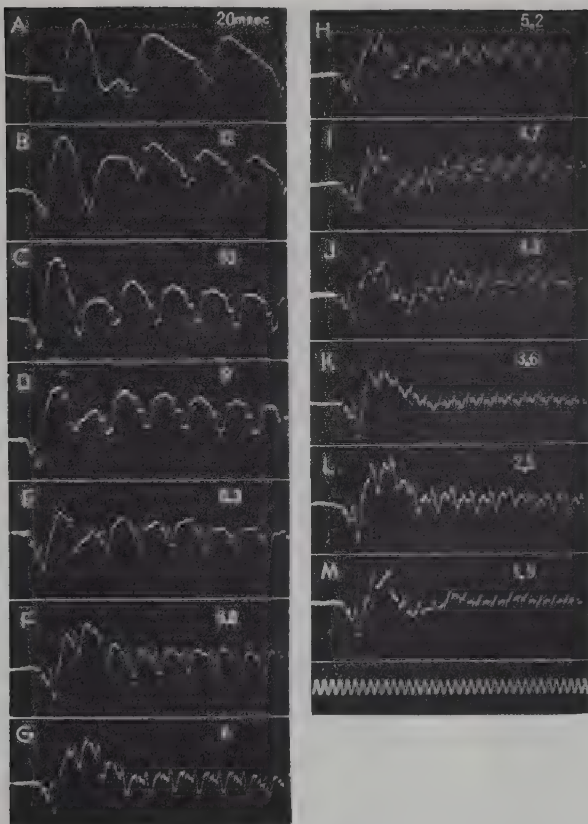


Fig. 84. Effects of repetition of stimulation with various intervals indicated on each trace. Time mark 2 msec.

いるが，約3.6 msec. になると，2発目以後はシナプス前線維のスパイク電位は依然現われているにもかかわらず，後シナプス電位は現われない。そしてこの時は，2発目以下の刺激がスパイク2の直前に与えられた時に相当し，すなわち刺激間隔がほぼスパイクの潜時（約4 msec）と一致するのが観察される。そしてこのように，2発目以後の刺激に対して応答がみられなくなるような時間間隔は標本によって幾分異なり，Fig. 85 に示した例では5.3～6 msec 附近と考えられる。そしてさらに時間間隔を短縮すると，Fig. 84 の記録Lおよび Fig. 85 の記録Eにみられるように，再び連続刺激に対して後シナプス電位が現われ始め，しかも2・4・6発目などの偶数番目の刺激に対しては応答がなく，1回おきに応答が現われているのが観察される。そして Fig. 84 の記録Lにみられる時間間隔 2.5 msec. の応答は，倍の時間間隔の5.2 msec. の刺激に対する応答（記録H）と全くその波形が同じで，ただ前者では応答が1つおきに現われている点で違っているだけである。さらに時間間隔を短縮すると，Fig. 84 の記録Mにみられるように，連続刺激に対してもはや応答がみられなく

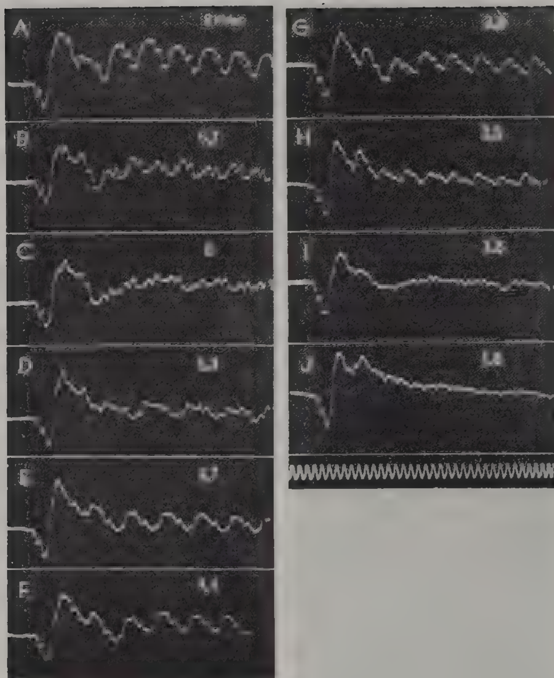
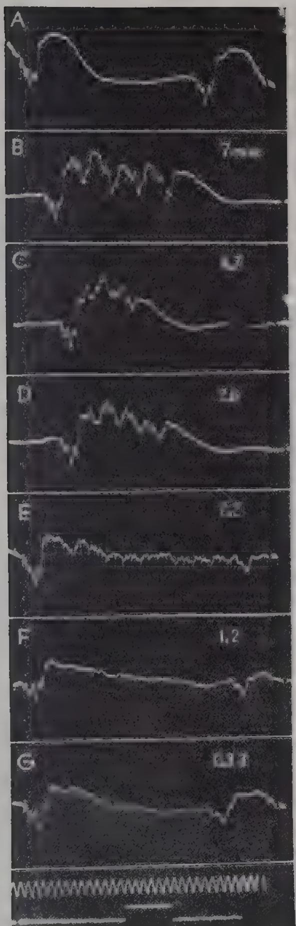


Fig. 85. Responses in another preparation to repetitive stimulation with various intervals. Time mark 2 msec.

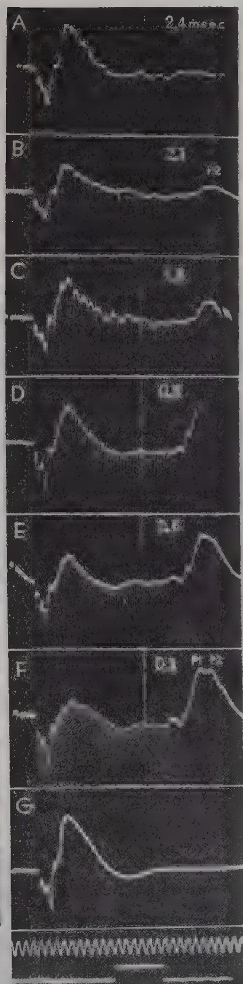
なる。そしてこの時間は本例では1.9 msec. で，これはほぼ絶対不応期に相当するものと考えられる。

§2　連続刺激の中止に対する応答

つぎに連続刺激を止めた時の効果についてみると， Fig. 86・I の記録 B－D に示したように，絶対不応期より長い刺激間隔での連続刺激を止めた場合に，最後の刺激に対する応答はそれに1つ先行する刺激に対する応答とほぼ同形で，同じ振巾の応答が現われる。そして絶対不応期よりもわずかに長いか，あるいはほぼ絶対不応期と同じ刺激間隔の連続刺激を止めた場合には刺激中断に対して応答が現われない（Fig. 86・I の記録Eおよび II の記録 A)。しかしながら刺激間隔が絶対不応期あるいはそれより短かいような連続刺激では， Fig. 86・I の記録Fおよび II の記録Bに示したように，刺激が与えられている期間中には個々の刺激に対する応答がみられないにもかかわらず，刺激の中止に際して応答が現われるのがわかった。いま便宜上，連続刺激に際して第1発目の刺激に対して発生する応答を on 応答，刺激の中止に際して現われる応答を off 応答と仮りに呼ぶと，刺激間隔をさらに短かくするにつれて off 応答は次第に振巾が大となり (Fig. 86・II), しかも off 応答にも P1・P2 の成分が現われるのが観察された。そして Fig. 86・II の記録Bにみられるように，off 応答が誘発されるちょうど臨界附近では off 応答としては P2 の成分だけが現われることが見いだされた。



I



II

Fig. 86. Illustrating development of the response evoked by the cessation of repetitive stimulation with various intervals indicated on each trace. A series of records in II were obtained from the different material as used in I. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

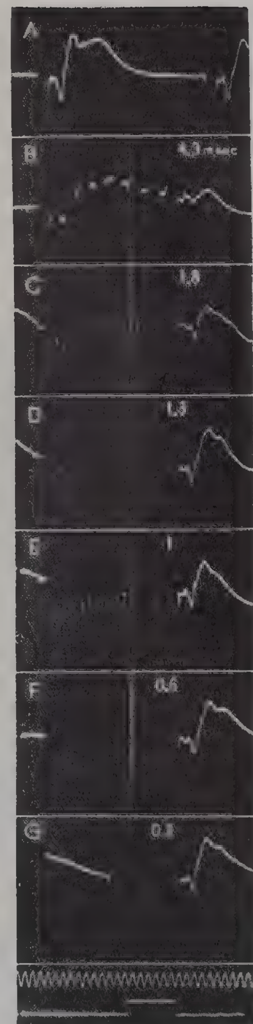


Fig. 87. An example of the response to repetitive stimulation in which the "on-response" is completely inhibited. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

このことはすなわち，連続刺激を中止した時には，P2 が P1 よりも低い閾値で現われることを意味しており，前述したように 1 発刺激に対しては P1 が P2 よりも閾値が低いという事実と対照させて重要な事柄である。一方，on 応答についてみると，Fig. 86・II にみられ

るように，刺激間隔が短縮されるにつれて off 応答の増大とは逆に on 応答の振巾が減少し，連続刺激によって抑制が起こるのが見いだされた．とくに0.3 msec. 程度の短かい時間間隔になるとその抑制は著明である．そしてなかには，Fig. 87 に示したように連続刺激によって全く on 応答が抑制されて現われないような極端な例も稀ではあるが観察された。

このように，連続刺激の中止に際して著明に off 応答か発生する場合には，それとは反対に on 応答の抑制がみられるか，多くの例についてみると，もう1つの型として，連続刺激に対して on 応答の抑制がみられないような標本もみられた (Fig. 88)．そしてそのような応答型を示す例では off 応答は一般に小さい。

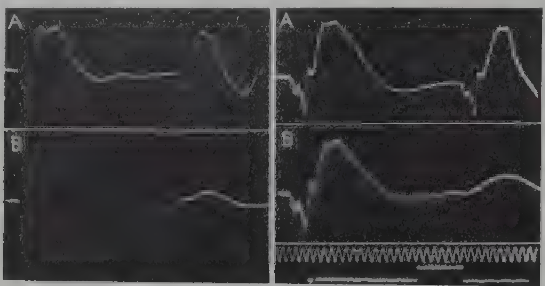


Fig. 88. Two examples of the response to repetitive stimulation in which the "on-response" is not inhibited. (Response of excitatory type)

以上のことから，連続刺激に対する応答には興奮型と抑制型の2つの型が区別されること，そして抑制型は on 応答が抑制され，off 応答が大きく，興奮型では on 応答の抑制がみられず，off 応答が小さいことなどが見いだされた．何故に，同じ条件で実験しても，このように2つの応答型が現われるかについては今のところ不明である。

§3 時間的促通

さて，つぎに連続刺激に対する応答についてみる場合に考慮しなければならないことは，時間的促通 (temporal facilitation) についてである。弱刺激で連続刺激を行なった場合，刺激間隔がある値以下に小さければ，単一刺激の場合よりも応答が大きく現われる。すなわち時間的促通が起こる。単一刺激では閾下刺激 (sub-threshold stimulus)であったような刺激強度でも，その刺激を重複して与える場合には応答が現われる。Fig. 89・A は閾刺激 (threshold stimulus) (2の応答) で2つの刺激を連続して与えた場合，応答 (1の応答) が大きく現われることを示したもので，Bの記

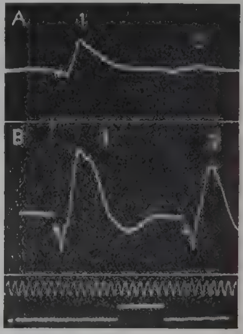


Fig. 89. Showing effects of temporal facilitation in response to threshold (A) and moderate (B) stimuli. 1, response to successive stimuli. 2, response to single shock. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

録はそれより大きい刺激の場合であって，連続刺激で促通が起こっている。Fig. 90 は極大刺激を連続して与えた場合で，促通はもちろんみられない。記録Bに加重がみられる。つぎに閾下刺激でくり返し刺激を与え，刺激間隔を変えて，ちょうど応答が現われる臨界の頻度を求めると，Fig. 91・B にみられるように約2.7 msec. の刺激間隔が on 応答の促通の起こる臨界値であることがみられた。Fig. 92 は単一刺激で，応答に P 1 だけがみられるような中等度の刺激強度で頻数刺激を行なった場合，促通によって P 2 が on 応答に現われることをみたものである。つぎに，刺激強度を変えた場合の単一刺激と連続刺激によって生ずる応答について比較すると，Fig. 93 にみられるように，頻数刺激に対する on 応答は刺激強度を高めるにつれて促通がみられるが，刺激強度がある値に達すると逆に on 応答は単一刺激に対する応答よりも小さくなり（記録 3・4），すなわち on 応答の抑制が起こるのが観察さ

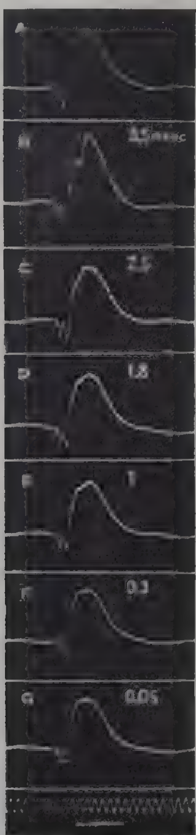


Fig. 90. Responses to successive maximal stimuli with various intervals indicated on each trace. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

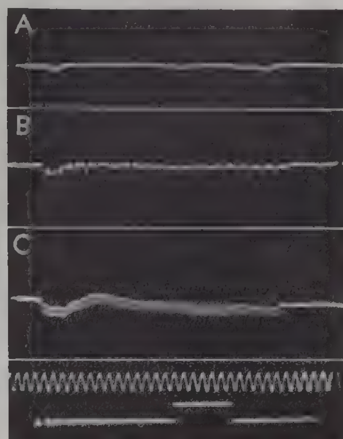


Fig. 91. Critical interval of successive stimuli which causes temporal facilitation. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

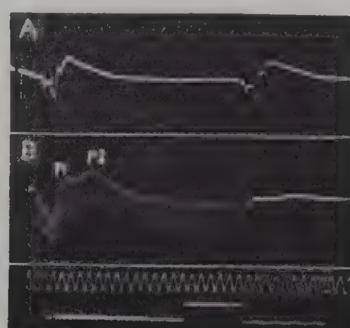


Fig. 92. Showing the appearance of the P 2 component, causing temporal facilitation. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

れる。

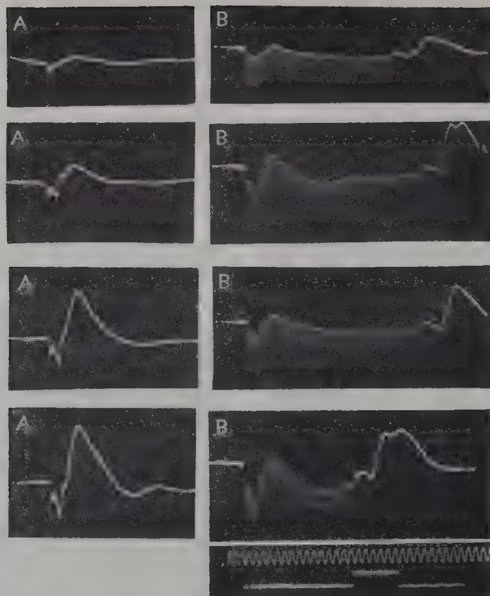
1
2
3
4


Fig. 93. Showing the temporal facilitation and the inhibition of the "on-response". A, response to single shock. B, response to successive stimuli with intervals of 0.3 msec. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

§4 連続刺激に対する応答と刺激強度との関係

さて，つぎに頻数刺激に対する応答が，刺激強度によってどのように変化するかをみるために，一定頻度の刺激で刺激強度を変化させて応答をしらべた。刺激は off 応答が著明に現われる3000回/秒の頻度で行なった。Fig. 94・A にみられるように，閾刺激でわずかに on 応答がみられるが，off 応答は現われていない。そしてそれよりやや強い刺激で on 応答，off 応答ともに現われるが，on 応答には P1 の成分，off 応答には P2 成分だけが現われている。そしてさらに刺激を高めるにつれて on 応答に P2，off 応答に P1 の成分が現われ始めるのがみられた。すなわち，on 応答に，P1 が P2 よりも低い閾値で現われることは単一刺激における場合と同様であるが，連続刺激の中止に際しては，逆に P2 が低い閾値で現われることが見いだされた。そしてこのことは，前述した極大刺激の連続刺激で刺激間隔を変化させた場合，ようやく off 応答が現われるような臨界頻度に対して，off 応答として P2 が低い閾値で現われたことと全く同様である。これらの事実から考えて，P1 と P2 の誘発過程の間には異なった機序が存在するらしいことが暗示される。Fig. 94 にみられるように，off 応答は中等刺激で最大となり，極大刺激ではむしろ逆に小さくなっているのが観察される。本例では単一刺激に対する応答と比較して明らかなように，極大刺激では on

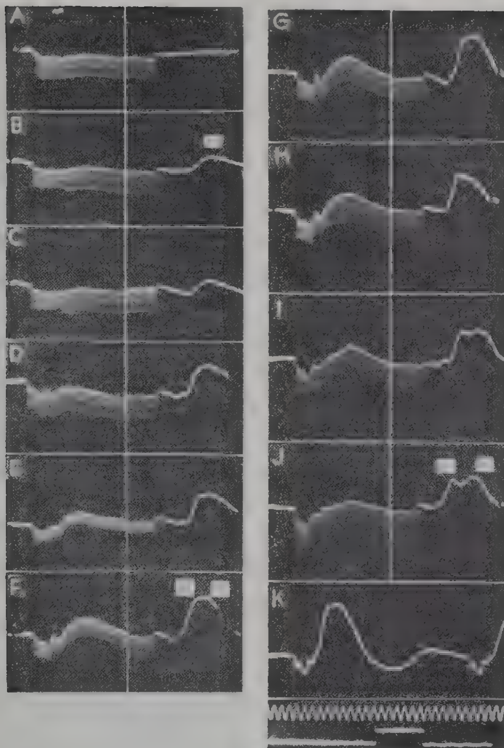


Fig. 94. Effects of stimulus intensity on the development of different components of the "on- and off-responses" to repetitive stimulation with intervals of 0.3 msec. K, response to single shock. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

応答が連続刺激によって著明に抑制されており，したがって本例は抑制型の応答型である。つぎに興奮型の標本について同様に観察してみると，Fig. 95 に示したように，刺激強度の増大とともに促通によって急速に on 応答が大きくなり，連続刺激に対して on 応答の抑制はみられない。そして興奮型の標本では，off 応答が現われるためには，抑制型に比べて刺激強度が大でなければ現われず，かつ，off 応答は現われてもその振巾ははなはだ小さい。そして極大刺激ではほとんど off 応答はみられない。時には off 応答が全く現われないような場合もみられた。

以上はすべて視束の連続刺激による誘発電位について観察したものであるが，Fig. 96 は中脳蓋を連続的に直接刺激した場合の応答を示した。刺激間隔が長い時は各々の刺激に対して応答がみられるが，間隔の短縮とともに2発目以後の応答は現われなくなり，視束刺激におけると同様に，刺激の中止に際して，応答が現われるのが観察された。

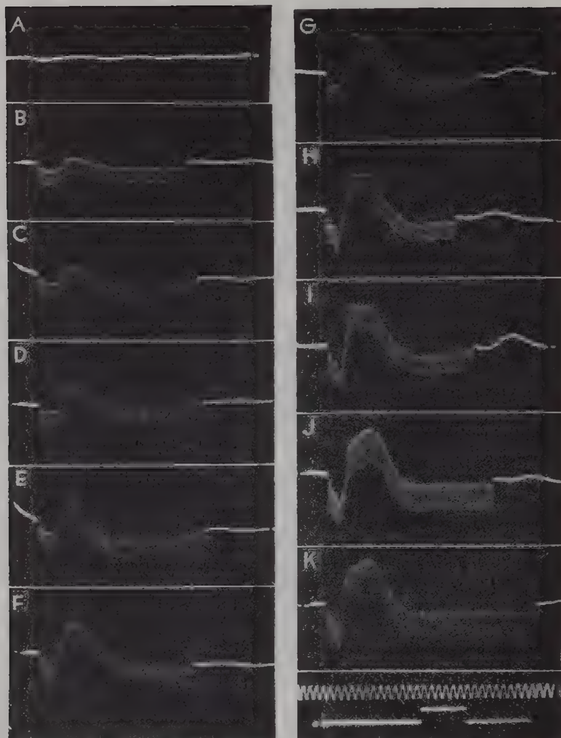


Fig. 95. Effects of stimulus intensity on the "on- and off-responses" in the preparation which exhibits the response of excitatory type. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

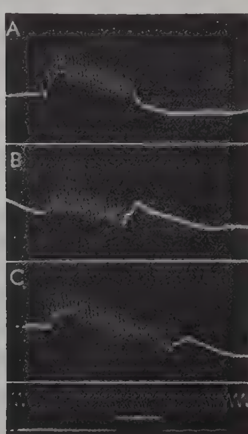


Fig. 96. Direct responses to repetitive stimulation. Time mark 2 msec. Voltage calibration 1 mV.

論　議

本川ら (1958) はコイについて，誘発電位における頻数刺激の効果がすでに 10 CPS の頻度刺激で現われることを報告している。しかしながら，筆者の観察では連続刺激に対する疲労効果はもっと高頻度でなければ現われず，しかも2発目以後の刺激が無効に終るような頻度は相当に高く，絶対不応期の直前においてさえ，わずかながら後シナプス電位がみられた。このことは本川らの結果と大きく相違する。刺激間隔が絶対不応期以下で，連続刺激の各刺激に対して応答がみられなくなるよりも以前において，ほぼスパイクの潜時と一致する刺激間隔で，いったん連続刺激に対して応答がみられなくなるような刺激間隔が存在することは前述した通りである。そしてこのことは，適切な刺激間隔で連続刺激が与えられるならば，連続刺激に対する応答の抑制が起こるのではないかということも考えられるが，このような刺激間隔よりもさらに短かい刺激間隔で，1つおきではあるが，再び応答が現われることから考えて，上記した一時，応答がみられなくなるような刺激間隔では，見かけ上，応答が抑制されたかのようにみえるが，実は毎回の刺激に対して，疲労の結果，ごく小さい応答が起こっているものと見なすべきであろう。そして刺激間隔がさらに短かくなると，1つおきに応答が現われ始めることは，偶数番目の刺激に対して応答は不応となるが，それに続く刺激（奇数番目の）は不応性の回復の結果有効となり，応答が現われるものと推測される。そして刺激間隔がもっと短かくなると，もはや連続刺激に対して後シナプス電位は現われないが，これは周期的に生ずる相対不応期に連続刺激が与えられることによる閾下興奮の連続が起こっているものと考えられる。そしてそのような時には，刺激の中止に際してなんら応答がみられない。すなわち最後に与えられた刺激に対する興奮がほとんど現われない (Fig. 86・I の記録 E および II の記録 A)。そしてそのような時には，連続刺激が与えられている間は後シナプス要素の興奮性の閾値が高まった状態にあると考えられる。そして連続刺激が与えられている途中のどこかで，時間間隔が短かい1つの重複刺激を与えると，その重複刺激に応じて応答がみられる。すなわち重複刺激によって時間的促通が起こり興奮が生じる。このことはすなわち，充分強度が大きい刺激（例えば重複刺激）であれば応答が現われること，つまり連続刺激が与えられている間，閾値が高まっていることを暗示している。そして，それよりもさらに刺激間隔が短かくなると，連続刺激の中止に際して off 応答が現われ始めるが，刺激が与えられている限りその期間中にはなんら後シナプス電位は現われない。そして刺激が中止されることによってはじめて応答が誘発されるということは，連続して刺激が与えられている期間中，後の刺激がそれに1つ先行する刺激に対する興奮に対して抑制的に作用していることを明らかに示している。そして後続する刺激によって生じた抑制の除去，すなわち連続刺激の中止によって最後の刺激に対する応答が誘発されるものと推定される。一方，頻度の増大するにしたがって on 応答が抑制されることは，第1発目の刺激によって生じる後シナプス電位の誘発機制に，後続して与えられる刺激が抑制的に作用することを示すものである。Eccles (1952; 1957), Brock ら (1952) はシナプス興奮に際して化学伝達物質 (chemical transmitting substance) が関与していると考えているが，このことから考えて，あるいは後続する連続刺激による衝撃が，シナプスにおける化学伝達物質の遊離に対して抑制的な効果を及ぼすのかも知れない。

V 綜合的考察

さて，ここで今までに述べてきた結果に基づいて，視覚中枢に誘発される応答について綜合的に考察してみる。光の質，例えば明るさや波長の差異などの識別の処理はすでに受容器において遂行され，それに応じた衝撃の発生が起ることは実験から知ることができた。例えば暗順応時に白色光照射による網膜活動電位に，特定の神経節細胞軸索の同期性放電の5波が特異的に現われることなどである。そして視束放電や中枢誘発電位に重畳する棘状波が網膜の神経節細胞軸索の放電と対応関係にあることから，受容器で発生した衝撃はそのままの形で中枢に到達することが結論された。そして受容器の状態および照射光の種類によって決定される特有の時間特性をもった衝撃に応じて後シナプス電位が誘発されることがわかった。しかしながら中枢においては，このように末梢からの衝撃に応じて後シナプス要素が興奮すると同時に，求心性衝撃の抑制によっても応答が二次的に誘発されることが網膜活動電位・視束放電・中枢誘発電位の3者の記録から暗示された。ここで誘発電位の局所的差異についてみると，白色光の場合，内側部位での応答は PSP 1 が欠け， PSP 2 だけがみられ，一方， 外側部位では逆に PSP 1 とそれに続く陰性変動が現われることは前述した通りである。そして PSP 2 は求心性衝撃の急激な抑制によって現われるものとするならば，内側部位においては，求心性衝撃が到達している期間，応答がみられず，衝撃の制止によってのみ応答が誘発されると考えなければならず，外側部位では逆に衝撃が到達している間だけに応答が起こると考えなければならない。そして中央部では PSP 1•PSP 2 ともに見られるばかりでなく，電位が最も大きく現われることは，ある意味で中枢における積分作用を暗示している。そしてこのような意味からも，今まで視覚中枢の応答として中央部からの誘発電位をもって代表させてきたことは妥当なことと考えられる。

さて，明順応時に白色光照射によって視束から記録される求心性衝撃は，前述したように同期性放電の連続である。ところが誘発電位をみると，視束放電の衝撃の各々に対して， 1対1の関係で後シナプス電位が現われておらず， PSP 1 は衝撃のうちの初期のものによって誘発されていると考えられ，それに続く衝撃に対しては後シナプス電位は発生しない。また明順応時，赤色光照射の場合についてみても，白色光で衝撃の抑制が起こる相に赤色光では連続して衝撃がみられるにもかかわらず，それらの衝撃に対する後シナプス要素の興奮はみられない。これらのことから考えて，連続する衝撃に対しては，後シナプス要素は衝撃の初めにだけ興奮し，後続する衝撃に対しては興奮せず，むしろ連続衝撃は後シナプス要素の興奮に対して抑制的に働らくのではないかと想像される。そして白色光におけるように，連続的求心性衝撃の制止によって再び後シナプス要素の興奮が誘発されることが暗示される。そして，そのように連続的に衝撃が与えられている間は，後シナプス要素の応答が抑制され，衝撃の休止によって興奮が起こりうるという可能性は視束の頻数刺激による実験によって知ることができた。もちろん，受容器を介する衝撃による場合と，視束の電気刺激による場合とでは，後シナプス電位の発生機制が全く同一とは考えられないが，少なくとも中枢ノイロンの連続刺激に対する基本的な応答態度に関しては，両者間に差異がみられるとは思われない。

誘発電位の部位的差異，およびウナギについての結果からみて，光刺激によって誘発される PSP 1 は視束電気刺激で誘発される P 1 と，また PSP 2 は P 2 とその発生起源を同一に

し，それぞれ同じノイロンの興奮に起源をもつらしいことが推測された。そして PSP 2 の発生機序として，視束放電の抑制に関連して現われるものであると考えた。そこで，視束の頻数電気刺激に対する刺激強度の効果についての結果をみると，on 応答には P 1 が低い閾値でもって現われ，一方，求心性衝撃の制止に対応する頻数刺激の中止時，すなわち off 応答時には P2 が低い閾値で現われることを見いだしたが，この事実は光刺激の際に，PSP 2 が求心性衝撃の制止にともなって発生するものであるという見解に対して有利に味方するものと思われる。

その応答様式からみて，抑制的と思われる内側部位において，電場的に陽性電位が加わっていることを観察し，そしてそのものは外側部位の興奮によって形成される電場的影響によるものであることを分枝の切断実験によって知った。そして電場的に電位が加わるということは，一つには緊張 (tonus) の状態におかれることを意味するものであって，この場合，陽性電気緊張 (anelectrotonus) の状態におかれるものとするとわずかであるにせよ内側部位では興奮の閾値の上昇が予想される。そして一方，興奮的な応答様式を示すと考えられる外側部位では，そのような電場的影響はみられなかった。このような電場的な電位が，どの程度までその部位における興奮性に対して影響を与えるか今のところ明らかにできないが，抑制的な応答様式を示すと考えられる内側領域に，興奮の閾値を高めるような（言いかえると抑制的に働らく）陽性電気緊張を生ぜしめる可能性をもった陽性電位が電場的に加わることは注目すべき事柄であろう。

VI 総　　　括

本研究は火光漁法の利用に際して，その基礎となる魚類の対光行動について最も重要な要因をなす視覚，とくに中枢機構を追求する意図のもとに行なったものである。

光照射によって中脳蓋に誘発される電気的応答を記録し，種々な方法によって誘発電位の成分の発生機構を解剖学的事実との関連において分析し，受容器・視神経における応答との関連性について追求した。実験材料は主としてフナ・ウナギを用いた。

中脳蓋表面からは速波と遅波からなる自発性放電が記録される。光の照射によって，照射眼と反対側の中脳蓋に発生する誘発電位の波形は，網膜の順応状態によって著明に変化する。明順応時には白色光照射に対する応答は経過時が長く，on 応答には表面陰性の緩電位成分と，これに重畳する陽性の棘状波成分が区別された。陰性成分には初期陰性成分と後期陰性成分がみられ，棘状波は 8 つの波からなっている。off 応答は on 応答に比べ波形は単純である。低照度では on 応答に後期陰性成分だけが発生し，照射強度を強めることにより初期陰性成分が現われる。暗順応時の誘発電位の特徴として，棘状波の 5 波が著明に現われ，これに続いて陰性成分が現われ，後期陰性成分はみられない。ウナギの誘発電位は常に後期陰性成分だけからなっている

表面陰性成分は経過時が長いこと，中脳蓋の機械的圧迫による消失，薬物の局所的塗布および微少電極記録などの結果から後シナプス電位と考えられる。procaine 処理によって陰性成分は急速に消失するが，棘状波はその影響を受けない。また nicotine によって陰性成分は選択的に影響を受け，また strychnine 処理によって陰性成分の一過性の電位増大，すなわち増強がみられた。以上の事実は，陰性成分は中枢ノイロンに起源をもつことを示し，

一方，棘状波は前シナプス性の成分であることを示すものである．微少電極記録の結果から，陰性成分はデンドライト電位ではなく，非伝導性の局所的な後シナプス電位であることが確認された。

誘発電位の棘状波が，網膜活動電位に重畳する網膜の神経節細胞軸索の同期性放電や，視束から記録される視神経線維の同期性放電と全く対応関係にあることから，受容器に発生した求心性衝撃がそのまま中枢に伝達されることが暗示された。

フナの誘発電位は波長によって著明な差異がみられた．そしてその差異は波長に対して本質的なものであって，光の強さとは無関係である．波長によって選択的な衝撃が出現し，それに応じて後シナプス電位が発生する．電気的応答から波長差を識別しうる応答型は，赤・黄橙・緑青の3過程であって，黄と橙，あるいはまた緑と青と紫の間の応答の差異については本質的に区別することができなかった．明順応時および暗順応時の単色光照射による結果を綜合して次のことが結論される。すなわち波長差は時間特性の異なった衝撃により中枢に伝えられる．波長に特異的な衝撃には常に2つの衝撃の組み合わせがあり，赤過程は最も速い衝撃と，最も遅い衝撃，黄橙過程は赤の2衝撃の中間の時間特性をもつ2衝撃，緑青過程は黄橙過程に特異的な2衝撃にはさまれた時間特性をもった衝撃によって伝えられることが見いだされた．赤色光の応答が著明に大きいことは，魚類が赤色光を避けるという行動上の事実となんらかの因果関係があるのかもしれない。赤色光に特異的な衝撃のうち，遅い衝撃は暗順応時に著明にみられるものである．ウナギでは誘発電位の波長に対する選択的な差異がみられなかった。このことから，ウナギの色覚機能の不完全性が暗示された。

後シナプス成分である初期陰性成分と後期陰性成分とは，その発生機序を異にすると考えられ，網膜活動電位・視束放電についての実験結果から綜合して，後期陰性成分は末梢からの求心性衝撃の抑制と関連して誘発される成分であることが暗示された．そして初期陰性成分は，求心性衝撃のうち，初期の衝撃によって誘発される成分と考えられる．そして光照射に対する視覚中枢の応答様式は，求心性衝撃の時間特性ならびに衝撃の強さと同時に，衝撃の抑制過程が相加わって質的に変化し，それに応じて光の質的差異の知覚が行なわれるものと考えられる。

誘発電位の諸成分の生理的性質をさらにくわしく分析する目的で，視束の電気刺激による応答について追求し，光照射による誘発電位との関連について論じた．中枢ノイロンには応答様式を異にする2群のノイロンの存在が暗示された。頻数刺激に対して後シナプス要素は不応となるが，それよりも刺激間隔の短かい頻数刺激に対しては，連続して与えられる刺激は後シナプス電位の発生機序に対して抑制的に働らくことが見いだされ，抑制時には閾値の高まりがみられた。そして頻数刺激の中止に際して後シナプス要素の興奮が再び発生するのが見いだされた．この事実は，光照射でみられた求心性衝撃の制止に際して後シナプス電位が発生するという可能性を暗示するものである。

文　　献

Adrian, E. D. & Mattews, R. 1927. The action of light on the eye. Part I. The discharge of impulses in the optic nerve and its relation to the electric changes in the retina. J. Physiol., **63**, 378.

———, & ———. 1928. The action of light on the eye. Part III. The interaction of reti-

nal neurons. J. Physiol., **66**, 274.

ADRIAN, E. D. 1941. Afferent discharges to the cerebral cortex from peripheral sense organs. J. Physiol., **100**, 159.

________. 1945. The electric response of the human eye. J. Physiol., **104**, 84.

________. 1946. Rod and cone components in the electric response of the eye. J. Physiol., **105**, 24.

ARMINGTON, J. C., JOHNSON, E. P. & RIGGS. L. A. 1952. The scotopic A-wave in the electrical response of the human retina. J. Physiol., **118**, 289.

BARTLEY, S. H. & BISHOP, G. H. 1933. The cortical response to stimulation of the optic nerve in the rabbit. Amer. J. Physiol., **103**, 159.

BARTLEY, S. H. 1934. Relation of intensity and duration of brief retinal stimulation by light to the electrical response of the optic cortex of the rabbit. Amer. J. Physiol., **108**, 397.

BARTLEY, S. H., O'LEARY, J. L. & BISHOP, G. H. 1937. Differentiation by strychnine of the visual from the integrating mechanisms of optic cortex in the rabbit. Amer. J. Physiol., **120**, 604.

BARTLEY, S. H. & BISHOP, G. H. 1940. Optic nerve response to retinal stimulation in the rabbit. Proc. Soc. Exp. Biol., **44**, 39.

BISHOP, G. H. & O'LEARY, J. L. 1936. Components of the electrical response of the optic cortex of the rabbit. Amer. J. Physiol., **117**, 292.

BISHOP, G. H. & O'LEARY, J. L. 1938. Potential record from optic cortex of cat. J. Neurophysiol., **1**, 391.

BISHOP, G. H. & CLARE, M. H. 1952. Sites of origin of electric potentials in striate cortex. J. Neurophysiol., **15**, 201.

BISHOP, G. H., JEREMY, D. & LANCE, J. W. 1953. The optic nerve. Properties of a central tract. J. Physiol., **121**, 415.

BROCK, L. G., COOMBS, J. S. & ECCLES, J. C. 1952. The nature of the monosynaptic excitatory and inhibitory processes in the spinal cord. Proc. Roy. Soc. Lond., B, **140**, 169.

BROWN, M. E. 1957. The physiology of fishes. **2**, New York: Academic Press Inc.

BUSER, P. 1949a. Réponse du tectum de Grenouille à la stimulation lumineuse brève; mise en évidence d'une composante lente et tardive. Compt. rend. soc. biol. **143**, 30.

______. 1949b. Analyse de la réponse mésencéphalique à la stimulation du nerf optique chez le Poisson-Chat. Compt. rend. soc. biol., **143**, 817.

________. 1949c. Contribution à l'étude des potentiels lents centraux. Analyse de l'activité électrique du lobe optique de deux vertébrés inférieurs. Arch. Sci. Physiol., **3**, 471.

BUSER, P. & SCHERRER, J. 1950. Potentiels d'action du nerf optique chez le Poisson-chat. Compt. red. soc. biol., **144**, 892.

BUSER, P. 1950. Caractéristiques spatiales d'une réponse lente centrale. J. Physiol. (Paris). **42**, 557.

______. 1951. Modifications, par la strychnine, de la réponse du lobe optique de Poisson. Essai d'interpretation. J. physiol. (Paris), **43**, 673.

BUSER, P. & DUSSARDIER, M. 1953. Organisation des projections de la rétine sur le lobe optique, étudiée chez quelques Téléostéens. J. Physiol. (Paris), **45**, 57.

BUSER, P. 1955. Analyse des réponses électriques du lobe otique à la stimulation de la voie visuelle chez quelques vertébrés inférieurs. Thése présentées à la Faculté des Sciences de L'Université de Paris. Masson, Paris.

CAJAL, S. R. 1911. Histologie du système nerveux de l'Homme et des vertébrés. **2**. Paris: Maloine.

CHANG, H. -T. 1950. The repetitive discharges of corticothalamic reverberating circuit. J. Neurophysiol., **13**, 235.

CHANG, H. -T. & KAADA, B. 1950. An analysis of primary response of visual cortex to optic nerve stimulation in cats. J. Neurophysiol., **13**, 305.

CHANG, H. -T. 1951a. Dendritic potential of cortical neurons produced by direct electrical stimulation of the cerebral cortex. J. Neurophysiol., **14**, 1.

______. 1951b. Cortical response to stimulation of lateral geniculate body and the potentiation thereof by continuous illumination of retina. J. Neurophysiol., **15**, 5.

DONNER, K. O. 1950. The spike frequencies of mammalian retinal elements as a function of wave-

length of light. Acta Physiol. Scand., **21**, Suppl, 72, 1.

Eccles, J. C. 1952. The neurophysiological basis of mind. The principles of neurophysiology. London: Oxford Univ. Press.

________. 1957. The physiology of nerve cells. Baltimore: The John Hopkins Press.

Enger, P. S. 1957. The electroencephalogram of the codfish (Gadus callarias). Spontaneous electrical activity and reaction to photic and acoustic stimulation. Acta. Physiol. Scand., **39**, 55.

Fry, G. A. & Bartley, S. H. 1934. Electrical response of the retinal ganglion cell axons. J. Cell. Comp. Physiol., **5**, 291.

Gasser, H. S. & Grundfest, H. 1939. Axon diameters in relation to the spike dimensions and the conduction velocity in mammalian A fibers. Amer. J. Physiol., **127**, 393.

Goto, M. & Toida, N. 1954. Some mechanisms of color reception found by analysing the electroretinogram of frog. Part I. Color characteristics of the multiple off-response and number of retinal elements. Jap. J. Physiol., **4**, 221.

Granit, R. 1935. Excitation and inhibition in the retina and the optic nerve. J. Physiol., **83**, 359.

Granit, R. & Munsterhjelm, A. 1937. The electrical response of dark-adapted frogs' eyes to monochromatic stimuli. J. Physiol., **88**, 436.

Granit, R. & Wrede, C. M. 1937. The electrical response of light-adapted frogs' eyes to monochromatic stimuli. J. Physiol., **89**, 239.

Granit, R. 1937. Excitation and inhibition in the off-effect of the retina. J. Physiol., **91**, 127.

__. 1941. A relation between rod and cone substances based on scotopic and photopic spectra of Cyprinus, Tinca, Anguilla, and Testudo. Acta Physiol. Scand., **2**, 334.

________. 1947. Sensory mechanisms of the retina. London: Oxford Univ. Press.

_____. 1952. Aspects of excitation and inhibition in the retina. Proc. Roy. Soc. Lond., B, **140**, 191.

__ . 1955. Receptors and sensory perception. New Haven: Yale Univ. Press.

Hanaoka T. & Fujimoto, K. 1957. Absorption spectrum of a single cone in carp retina. Jap. J. Physiol., **7**, 276.

Hartline, H. K., Wagner, H. G. & Macnichol, E. F. 1952. The peripheral origin of nervous activity in the visual system. Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., **17**, 125.

Herrick, C. L. 1892. Contributions to the morphology of the brains of the bony fishes. C. Histology of the diencephalon and mesencephalon. J. Comp. Neurol., **2**, 21.

細谷雄二 1957. 錐体視質の証明について. 日本生理学雑誌 **19**, 673.

Kappers, C. U. A., Huber, G. & Crosby, E. C. 1936. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates. New York: Macmillan Co., **2**, 903.

小西治兵衛 1957. 魚類視覚中枢の誘発電位, 特に明順応時に於ける誘発電位の局所的差異並びに薬物の作用. 動物学雑誌 **66**, 428.

1957. 魚類視覚中枢の誘発電位, 特に暗順応時に於ける誘発電位. 動物学雑誌 **66**, 435.

1958. 魚類の網膜活動電位並びに視覚中枢誘発電位との関連性. 動物学雑誌 **67**. 88.

Konishi, J. 1960. Electric response of visual center in fish, especially to colored light flash. Jap. J. Physiol., **10**, 13.

_____. 1960. Electric response of visual center to optic nerve stimulation in fish. Jap. J. Physiol., **10**, 28.

Krause, R. 1923. Mikroskopische der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen. IV. Teleostier, Plagiostomen, Zyklostomen und Leptokardier. Berlin und Leipzig: Walter de Gruyter Co.

Lennox, M. A. & Madsen, A. 1955. Cortical and retinal responses to colored light flash in anesthetized cat. J. Neurophysiol., **18**, 412.

Lennox, M. A. 1956. Geniculate and cortical responses to colored light flash in cat. J. Neurophysiol., **19**, 271.

Lorente de No, R. 1938. Analysis of the activity of the chains of internuncial neurons. J. Neurophysiol., **1**, 207.

____. 1939. Transmission of impulses through cranial motor nuclei. J. Neurophysiol., **2**, 402.

Madsen, A. & Lennox, M. A. 1955. Response to colored light flash from different areas of optic

cortex and from retina in anesthetized cat. J. Neurophysiol., **18**, 574.

MARSHALL, W. H., TALBOT, S. A. & ADES, H. W. 1943. Cortical response of the anesthetized cat to gross photic and electrical afferent stimulation. J. Neurophysiol., **6**, 1.

御手洗玄洋，矢ヶ崎嘉朗 1955. 明暗順応に伴う網膜内単一錐体電位の変化. 名大環境医研年報 **7**, 113.

本川弘一 1948. 感覚の生理学的基礎. 科学 **18**, 526.

MOTOKAWA, K. 1949. Retinal process and their role in color vision. J. Neurophysiol., **12**, 291.

MOTOKAWA, K., OIKAWA, T. & OGAWA, T. 1958. Midbrain response to electrical stimulation of the optic nerve. Tohoku J. Exp. Med., **69**, 79.

MOTOKAWA, K., OIKAWA, T. & TASAKI, K. 1959. The spatial distribution of electric responses to focal illumination of the carp's retina. Tohoku J. Exp. Med., **70**, 151.

NOELL, W. K. 1953. Studies on the electrophysiology and the metabolism of the retina. USAF School of Aviation Medicine, Randolph Field, Texas. Cited from Granit, R. (1955). Receptors and sensory perception. New Haven: Yale Univ. Press.

及川俊彦 1958. 最近の網膜生理学. 生体の科学 **9**, 202.

OTTOSON, D. & SVAETICHIN, G. 1953. Electrophysiological investigations of the origin of the ERG of the frog retina. Acta Physiol. Scand., **29**, suppl. 106. 538.

O'LEARY, J. L. & BISHOP, G. H. 1938. The cortically excitable cortex of the rabbit. J. Comp. Neurol., **68**, 423.

_________, & _________. 1943. Analysis of potential sources in the optic lobe of duck and goose. J. Cell. Comp. Physiol., **22**, 73.

POLYAK, S. L. 1941. The retina. Chicago: Univ. of Chicago Press.

SVAETICHIN, G. 1953a. The cone action potential. Acta Physiol. Scand., **29**, Suppl., 106, 565.

_________. 1953b. Studies on the vertebrate ERG. On the relationship between the ERG and visual perception. Acta Physiol. Scand., **29**, Suppl. 106, 601.

_________. 1956a. Spectral response curves from single cones. Acta Physiol. Scand., **39**, Suppl. 134, 17.

_________. 1956b. Notes on the ERG analysis. Acta Physiol. Scand., **39**, Suppl. 134, 55.

_________. 1956c. The cone function related to the activity of retinal neurons. Acta Physiol. Scand., **39**, Suppl. 134, 67.

高辻マサエ 1939. 魚類網膜に於ける視細胞特にその排列状態に就て. 解剖学雑誌 **14**, 1.

TOIDA, & GOTO, M. 1954. Some mechanisms of color reception found by analysing the electroretinogrom of frog. Part II. Crest times of off-responses as a function of wavelength of light. Jap. J. Physiol., **4**, 260.

TOMITA, T. 1950. Studies on the intraretinal action potential. Part I. Relation between the localization of micro-pipette in the retina and the shape of the intraretinal action potential. Jap. J. Physiol., **1**, 110.

TOMITA, T. & FUNAISHI, A. 1952. Studies on intraretinal action potential with low-resistance microelectrode. J. Neurophysiol., **15**, 75.

富田恒男 1954. 光受容器にみられる興奮と制止. 生体の科学 6, 23.

TUGE, H. 1929. The fiber tracts of the cerebrum of Carassius auratus (L.). Sci. Rep. Tohoku Univ., **4**, 481.

内橋 潔 1953. 脳髄の形態より見た日本産硬骨魚類の生態学的研究. 日本海区水研報告 II, 1.

WATANABE, K. & TOSAKA, T. 1959. Functional organization of the cyprinid fish retina as revealed by discriminative responses to spectral illumination. Jap. J. Physiol., **9**, 84.

WANG, G. H. 1934. Action potentials of the visual cortex and the superior colliculus induced by stimulation of the retina with light. Chin. J. Physiol., **8**, 121.

Résumé

Present studies were undertaken in the hope to clarify the photoreception in fish, especially the central mechanism of the vision. The responses evoked by

light flash, especially variable with respect to color, were recorded from the tectum opticum in some fresh water fishes.

The components of the evoked potential were analysed by various methods, and it was attempted to clarify anatomical counterparts of the components. The generation mechanism of the central response was discussed in relation to the peripheral events, such as retinal and optic nerve responses. In view of the characteristic differences among the responses to various colored lights, the mechanism of the color perception in fish was discussed.

The response to white light flash was composed of complex potential waves, each with long duration, beginning with a surface positive deflection having a latency of 40 to 50 msec. in winter season. The on-response might consist of two constituent components. the long-lasting surface negative components and relatively rapid successive ripples with positive electric sign superposed on the former potentials, occurring at about 14 msec. intervals. Generally there appeared 8 ripples, and these wavelets were numbered as shown in fig. 9.

In photopic condition, a light flash induced two sequences of surface negative components, a relatively sharp potential and a delayed long-lasting one. Tentatively they will be denoted by the first (PSP 1) and the second surface negative components (PSP 2) respectively. The PSP 2 was not the off-response, bacause of appearance even in prolonged flash.

In response to light flash with low intensity, a series of the positive ripples following probably the ripple 5 and only the PSP 2 appeared. The PSP 2 has lower threshold than PSP 1.

The off-response was rather simple in shape.

The responses in scotopic *Carassius* markedly differ from that of the photopic one. The latency of scotopic response was slightly longer than the photopic response. The PSP 2 was never observed in the scotopic response.

Comparison of the responses of scotopic and photopic fishes revealed immediately that the positive ripple, corresponding to the ripple 5, was pronounced in the former response, and was immediately followed by the large sharp negative deflection. The response taken immediately after rapid light-adaptation from the scotopic fish show the increasing of the amplitude of the ripple 1 and the shortening of latency which is almost the same magnitude as the response in photopic condition.

The characteristic feature of the response of visual center in photopic eel to white light flash lack the PSP 1, the component corresponds to the PSP 2 only appeared.

For the flicker stimulation, the PSP 2 was markedly decreased in height, while the PSP 1 was little affected.

The surface negative components had a long wave duration, and were abolished abruptly by the local application of procaine and nicotine, whereas the positive ripples were virtually unaffected. When a microelectrode was inserted into the

tectum, the negative components showed an inversion of polarity at a certain depth of the tectum. Furthermore, application of strychnine had a selective action on the negative components. These facts strongly suggest that the surface negative components and the positive ripples are of post-synaptic and pre-synaptic origins respectively. The former components do not seem to be so-called the dendritic potential, but seem the unconducting local post-synaptic potentials.

There never appeared the surface negative component which represents the physiological event within the visual center at the tectum on the same side as the illuminated eye, and only the surface positive waves which were recorded physically appeared.

The pattern of the response in *Carassius* differs according to the wave-length of the stimulating light, but is independent of the intensity of the light, showing the selective appearance of the ripples followed by the post-synaptic components in response to the concerned colored light; whereas no characteristic differences among the responses to various colored lights were observed in the eel, revealing the PSP 2 only in response to any colored light.

In *Carassius*, three fundamental types of the response which are specific to wave-length were found. The characteristic of the response to red light was the appearance of a large long-lasting post-synaptic component, having the shortest latency. Similar response was caused by the red light which scarecely stimulates the scotopic system. Usually no PSP 1 was observed in response to green light flash, and the dominant positive ripple, corresponding to the ripple 5, preceded to the post-synaptic potential. The response to blue light could hardly be distinguished from the green response. Yellow and orange light flashes gave another type of response patterns. The first appearing positive ripple seemed to have no doubt shorter latency than the ripple 5's, and was succeeded by the pronounced ripple 6 (or 7) and the post-synaptic potential. It was also impossible to distinguish clear differences between the responses to yellow and orange lights.

The retinal responses and the action potentials of the optic tract in response to white and various colored light flashes were recorded, and were considered with respect to the correlation to the central responses. Comparing the central response to white and various colored lights with the peripheral events in response to the same stimuli, the close relationship among them was clarified with respect to the occurrence of the positive ripples and the post-synaptic components in the central response. It was found that the ripples superposed on the central response not only corresponded with each oscillatory ripple, as was found in the retinal response, representing the synchronous activity in the ganglion cell axons in the retina, but also with each one of the optic nerve discharge, and was also found that the color specific sensitivity was revealed by the difference in time character of these nervous activities.

The fact that the ripple 5 was selectively pronounced in the scotopic central response to white light flash strongly suggests that in scotopic condition the ex-

citability of the characteristic element for the green is enhanced in spite of white light flash.

With white light flash the b-wave was hardly elicited in the photopic eye, but the PSP 2 of the central response appeared. On the contrary, red flash caused the b-wave in the retinal response, and no PSP 2 in the central response. This may be similar relation as the scotopic responses to white light flash. These facts results in presuming of the possible correlation between the initiation of the PSP 2 in the central response and the depression of the b-wave of the retinal response. Furthermore, in the record of the optic nerve response to white light flash in photopic condition, the inhibition of the discharge is clearly seen from the phase corresponding to the depression of the b-wave, whereas the red light flash, contrary, does not cause the inhibition. In view of these facts, it seems probable that the generation of the PSP 2 relates closely to the abrupt depression of the afferent volley of the optic nerve. This was also fortified by the analysis of the red responses.

Generation mechanism of the evoked potential in response to photic stimulation was further discussed in the light of results of the response caused by the optic nerve stimulation. The maximal response in *Carassius* to optic nerve stimulation consisted of the surface negative component having two components following a surface positive deflection. The second component (P 2) has higher threshold than the first component's (P 1). On the positive deflection was superposed two negative spikes representing the action potentials of the pre-synaptic fibers.

Judging from the results with the procaine treatment and with microelectrode recording, the surface negative components were assignable to the post-synaptic potential.

The response in eel was made up of only the P 2 as the post-synaptic component.

Topographic variation in the pattern of the response to the optic nerve stimulation took place by a similar manner as those in the response to illumination of the eye with respect to the appearance of the two components of the post-synaptic potential.

Considering these facts, it is inferred that the P 1 and the P 2 may correspond to both components induced by the illumination of the eye, the PSP 1 and the PSP 2 respectively with respect to neural origin.

From the experiment of the successive stimulation, it was suggested that the two components of the post-synaptic potential represented the activities of different groups of neurons within the center having different physiological nature.

It was able to obtain some clues to clarify the mechanism of the generation of the delayed post-synaptic component (PSP 2) of the response to illumination of the eye from the analysis of the response to electrical stimulation of the optic nerve, especially to repetitive stimulation. The post-synaptic potentials failed to follow the repetitive optic nerve stimuli with intervals below the absolute re-

fractory period, but the cessation of the stimulation evoked a response. This finding reveals that succeeding stimulus may cause the depression of the response to the preceded stimulus. The response induced by the cessation of repetitive stmuli increased its height as the intervals of stimuli were decreased, while the response following the first stimulus tended to be depressed in height. Furthermore, the P 1 (corresponding to the PSP 1) has lower threshold in the response to the first stimulus of repetitive stimulation, whilist the P 2 (corresponding to the PSP 2) appears with lower threshold in response to the cessation of the repetition which seemed to correspond to the abrupt inhibition of the afferent volley of the optic tract caused by illumination of the eye. These facts confirmed the alternative hypothesis mentioned above, that is, the delayed post-synaptic component of the response to illumination of the eye (PSP 2) may be generated in response to the pause of the afferent volley travelling along the optic tract.

Journal of Faculty of Fisheries,
Prefectural University of Mie,
Vol. 5, No. 2, December 15, 1961.

マアナゴの生態・成長ならびに変態に関する研究

窪　田　三　朗

Studies on the Ecology, Growth and Metamorphosis in Conger Eel, *Conger myriaster* (Brevoort)

(*With Plates* I～LXVI)

Saburoh S. Kubota

緒　　言

従来試らみれてきた成長現象の研究は，ある分野では高度に進歩しているが，一般的には著しく遅れている。魚類については成長に関する数多くの報告がなされたが，成長の本質にふれたものは少ない。それは生物推計学，形態学，あるいは生態学などの分野で独立して研究されていて，それらの間の横のつながりがほとんどないためである。ことに成長を生物推計学的に研究した場合には，いたづらに数学的処理に片寄りすぎて，生物学的な裏づけを無視しがちである。そのために生物推計学的にえられた貴重な結果は実際面（産業）に貢献することもなく，また理論の発達に寄与することも少ない。

著者はここで成長の過程で複雑な形態変化——変態——をするマアナゴ *Conger myriaster* (Brevoort) について成長の機構を生物学的に，かつ推計学的に研究した。本報告では生態学的研究，相対成長の研究および解剖組織学的研究の3章に分けて記載した。

自然環境のもとで育った個体についてその成長をしらべるときは，研究材料ができるだけ同一系群に属することが望ましい。マアナゴの系群を考察する上に最も適当と思われる方法は，脊椎骨数・原始脊椎骨数・筋節数などの体節数の変異の巾，平均値およびその信頼限界をしらべることで，筆者はこれらの諸点について採集地域別・季節別に検討し，さらに月別全長組成・年令査定・生殖腺の発達状態・性別組成・生息環境などについて研究するとともに実験的な飼育による変態の観察を行なってこの種の研究の参考に供した。また，相対成長についても研究したが，これは潜在要因としての時間を示しているから，月別全長組成・年令査定・生殖腺の発達などのうらづけも必要であるし，生物時間を意味する成長期の区分も重要なことである。相対成長は全長を基準にしてそれに対する重さや部分の長さについて研究した。その際に相対関係を両対数グラフ上に示したが，それらのグラフ上の実測点の散らばり方はレプトケファルス（以後レプトケファルスを葉形幼生と称する）の最大全長に達する前後やシラス幼生期においては複雑である。そこで前者については Spearmann 氏の順位相関法を応用し，後者については解剖学的な共通性にもとづいて成長変化をしらべた。さらにグラフ上で直線回帰する部分について Huxley の方法で相対成長式を求め，生物学的うら

づけや雌雄の形態差について考察した。

解剖学的ならびに組織学的研究は主として変態機構の究明を目的としたが，それは上述のように，この期間の複雑な相対成長を説明するために欠くことのできないものである。以上のような多角的な研究によってマアナゴの成長機構の究明を試みたのであるが，今もなお不明の点が多く，さらに十分な時間と設備のもとで研究しなければならない。しかし，現在までに得た結果もかなりの成果をおさめたので，ここではそれらについて要点をとりまとめてみた。

謝　　辞

この研究を発表するにあたって適切な指導と助言を下された三重県立大学水産学部長教授椎野季雄博士に深くお礼の辞を申し上げる。また激励と助言をいただき，本稿を校閲して下された京都大学教授松原喜代松博士，常々鞭達下された東京水産大学教授久保伊津男博士，北海道大学教授市川純彦博士，研究の結果について御検討御批判下された京都大学講師落合明博士に感謝の辞を申し上げる。

それぞれの専門の分野について助言下されかつ貴重な文献を貸与下された東京大学名誉教授雨宮育作博士，東京女子大学教授小河原正巳博士，三重県立大学水産学部講師鈴木清氏，木村清郎博士，材料の採集に協力下された鈴鹿市大杉斉氏に謝意を表する。

研　究　史

現在までになされているアナゴ科魚類に関する研究は，分類や生活史についての報告が最も多い。葉形幼生がはじめて自然科学者に注目されたのは1763年のことで，その際の標本はイギリスの沿岸で Morris により採集された。Gmelin (1788) はこれに *Leptocephalus morrisii* という名を与えた。その後，Bonaparte はこの魚（葉形幼生）とこれに類似する数種のものを1括して，彼の1新科 *Leptocephalidae* のもとにおいた。Günther (1859) は *L. morrisii* が欧洲産アナゴの稚魚の奇形ではないかと考え，Carus (1861) は *Trachypteridae* に属する魚類の幼生であろうと主張した。Gill (1865) はそれらがウナギ類の幼生であり，*L. morrisii* は欧洲産アナゴ (*Conger vulgaris*) の幼生であると記載した。彼の主張を証明したのは Delage (1886) で，水槽中で *L. morrisii* を飼育し，実験的に変態を完了させて，この葉形幼生が *C. vulgaris* の幼生であることを実証した。*L. morrisii* については，その後も多数の研究がなされ，Cunningham (1891・1893・1895・1897)，Edwards (1878)，Fulton (1904) および Gilson (1908) らの報告はその代表的なものといわれている。Facciola (1893) は *C. vulgaris* と *C. misstax* の変態についてしらべている。欧州産アナゴ科魚類の幼生についてはほとんどが以上のような古典的報告ばかりで，文献の入手は容易でない。

欧州産ウナギの幼生については Kamp (1860) が *L. brevirostris* を記載し，Grassi・Calandruccio (1892) が実験的に飼育して *L. brevirostris* が欧洲産ウナギ (*Anguilla vulgaris*) の幼生であることを実証した。葉形幼生の変態，ことにその機構については，現在まで数例の例外があるが，その大半はウナギ (*Anguilla vulgaris*) について研究が行われている。

マアナゴの葉形幼生については，Jordan・Snyder (1901) が *L. myriaster* のそれについて記載したのが最初である。その後に藤田 (1906) が簡単な記載をしている。単にアナゴとし

ているが，彼の記載と彼のその後における報告（1933）から，この幼生がマアナゴの葉形幼生であることはまちがいない。FRANZ (1910) は日本近海でえた葉形幼生に *L. lacrymatus* という名を与えたが，内田（1932）は *L. lacrymatus* の体節数の記載から，これがマアナゴの幼生であることを指摘している。また内田（1947）はマアナゴの幼生の筋節数が140〜147であることを記載している。

アナゴ科魚類の稚魚 (elver) と成魚 (adult) についての記載は，分類学的報告や魚類相のリストに名をつらねているものがほとんど大半を占めている。このほかの分野の報告として，YARRELL (1831) が *C. vulgaris* について解剖し，*A. vulgaris* との比較を試み，HERMES (1881) は上記両種の生殖腺の成熟について記載した。SWEETAPPLE (1869) はアナゴの最大なものとして約 2.4*kg* の個体を発見している。JACOBSHAGEN (1911) は *C. conger* の消化管について解剖学的な報告を行ない，MEEK (1916) はアナゴ科魚類の全世界における地理的分布を記載している。

本邦産アナゴの稚魚と成魚については藤田（1906）の簡単な記載がある。有馬ら（1931）は膵臓の形態について説明し，SUEHIRO (1942) は150種の魚類の消化器系臓器の比較解剖と食性をしらべた際に，マアナゴについても報告している。末広（1944）はさらに魚類の比較解剖と比較消化生理の概要を述べ，マアナゴのそれらについても言及している。井伊・渡部（1952）は窒息死と溶存酸素量との関係について研究し，内橋（1953）は脳髄の形態にもとづいて硬骨魚の72種の比較形態学的ならびに比較生態学的研究を行ない，アナゴ科魚類の代表としてマアナゴを用いている。富山（1956）は周防灘産のマアナゴについて全長組成と食性を論じ，宮本・塩田（1954）は漁具の形態と漁獲の関係を述べている。浅野（1955）はアナゴ科魚類の側線（管）鱗の形態を考察し，OKADA・SUZUKI (1956) は伊勢湾産マアナゴの全長組成および全長と体重関係についてしらべ，さらに彼ら（1958）は耳石の年輪，耳石の大きさと全長との関係，年輪の状態と年令などについて考察している。久保・高木（1957）は東京湾産の材料を用いてその資源学的調査を行ない，TAKAGI・KOBAYASHI (1958) は東京湾産の材料について全脊椎骨数・腹椎数および尾椎数の変異や平均値について考察している。高井（1959）は本種の形態・生態および増殖について広範な研究を行ない，伊佐(1960)は全長組成や成長について考察している。

マアナゴ (*Conger myriaster*) の分類学上の変遷は BREVOORT (1856) が北海道の函館で採集した材料について *Anguilla myriaster* BREVOORT 名づけたのが最初で，JORDAN・SNYDER (1901) がその幼生に *L. myriaster* という名を与え，FRANZ (1910) は *Anguilla myriaster* BREVOORT を *Conger myriaster* (BREVOORT) と改めるべきであると述べ，その幼生を *L. lacrymatus* FRANZ と名づけた。マアナゴの側線と体軀背側にある白色小点の存在にもとづいて，JORDAN・HUBBS (1925) はこれを属の特徴としてマアナゴ属 (*Astroconger*) を新設し，最近まで *A. myriaster* が普通に用いられていた。しかし，魚学者の中には JORDAN・HUBBS (1925) の主張を認めないものと慣用的に *Astroconger* の属名を使用するものとがある。著者も以前には *Astroconger* の属名を用いたことがあるが（1956），マアナゴをクロアナゴ (*Conger japonica*) と対比しても属的形質において両者間に差異が認められない。この点に関してアナゴ科魚類の分類学的研究を行なっている浅野（1959：書簡）の意見と著者の主張とが一致したので JORDAN・HUBBS (1925) の主張を認めず，FRANZ (1910) による *Conger my-*

riaster (BREVOORT) を用いることにした。

第1章　生態学的研究

成長現象を正しく把握するためには人為的飼育集団よりも自然集団から材料を抽出するのがよいし，その自然集団もなるべく同一系群で形成されていることが望ましい。人為的集団と自然集団とはそれらを構成している個体の形質にしばしば明りような差異が認められる。松井 (1952) はウナギ (*Anguilla joponica*) の天然産個体と養殖個体とを比較して，体色や形態に著しい差があることを報告している。著者もウナギのいわゆるシラス幼生を飼育したが，1月後の個体とそれと同じ全長の天然個体は，松井(1952)の指摘する点について十分に区別できた経験がある。だから，マアナゴについても同じことがいえるし，両者を混用することは避けなければならない。

著者が本章で述べる項目についてはすでに示したが，熊野灘に面した外洋性の湾内で，変態し成長した個体群についての調査観察は不十分であり，ここではこれに関する報告ができない。

第1節　材料および方法

実験に用いたマアナゴ，*Conger myriaster* (BREVOORT) の幼生と稚魚は，1954年から1959年にかけて伊勢湾沿岸の漁業者のバッチ網でとれたもので，水揚地は三重県鈴鹿市白子港とその周辺，津市贄崎港および米津海岸である。また，稚魚と内湾成魚は同上の期間にウタセ網・モンドリ・竹筒・はえ網などで漁獲され，同上の地域のほかに鈴鹿市伊勢若松港，津市雲出港，一志郡香良洲港，度会郡有滝港および愛知県知多郡豊浜港に水揚されたものである。なお，材料の一部は鈴木清氏の供与によるものである。

熊野灘産個体はいずれも小型船底曳でとれた亜深海産のもので，尾鷲市魚市場に水揚された新鮮材料である。採集は1958年12月中旬と1959年3月上旬に行なった。これらの採集地および水揚地は Fig. 1 に示した。

材料は10%ホルマリン水で十分に固定したのち，全長を測定した。例外として，脊椎骨数をかぞえるだけの目的で処理した個体は，必らずしも固定しなかった。

脊椎骨数をかぞえるために用いた材料の水揚地，採集年月，およびかぞえた個体数は Tab. 7 に示す通りである。10%のホルマリンで固定した標本は十分水洗した後に，また新鮮個体はそのまま，それぞれ解剖刀やうなぎひらき刀で体の一方側の筋肉をそぎおとし，さらに脊椎骨などについている筋肉や線維を歯ブラシで除去した。計数は頭部から尾部へむけて10個ごとに墨汁を先端にふくませたメスで椎間軟骨に傷をつけながら行ない，尾端に近い部分は第130・第131脊椎骨間で切りはなし，双眼ルーペを用いて行なった。

腹椎骨と尾椎骨を形態的に区別しやすい魚種とそうでないものとがあり，マアナゴは後者に属する。著者はこの境界を腎臓実質の末端とし，その末端より前方を腹椎としてあつかった。

全脊椎骨数については，伊勢湾産と熊野灘産のものにつき腹・尾椎数については米津産のものと熊野灘産のものについて年度別月別にそれぞれ平均値を求め，危険率 (α) が1%と5

%のときの信頼限界* を求めた。調査個体の中に脊椎骨数の異常個体がある場合には，それらを除外した残りのものについても計算し，系群の識別判定に供した。また，脊椎骨数と腹部および尾部脊椎骨数の相関々係についてもしらべた。

脊椎骨数の異常な個所について，その異常の原因がどこにあるかを生物学的に究明する手段の一つとして，そのような個体の尾端部をKOH-アリザリンレッドSで染色し，正常個体のそれと形態的に比較した。さらにその他の形質についても検討した。

マアナゴの葉形幼生の原始脊椎骨数・筋節数・脊髄神経節数および脊索小室数は，1958年4月上旬に白子港に水揚されたイカナゴ (*Ammodytes personatus*) の稚魚にまじっていた活魚20個体についてしらべた。材料は5％ホルマリン水で短時間に固定し，さらに10％ホルマリン水で再固定し，24時間後に70％アルコールでホルマリンを洗いおとし，70％アルコール中に保存した。諸体節数の計数に正確を期するため，それぞれの形質について数回くりかえしてかぞえた。まず筋節数をかぞえ，つぎに標本を流水中に放置しておくと，中心膠質の部分が吸水し，ふくらむ。そのようになった個体の脊腹両側縁にそってメスで傷を入れると体は容易に左右に二叉できる。そのとき尾端の部分さえよく注意すれば，体の一方側に脊索などが残る。このようにした標本の脊索上を0.05％メチレンブルー水溶液をふくんだ筆で静かになすると，脊索や脊髄神経節などがかぞえやすくなる。脊索小室と脊髄神経節の数をかぞえた後に，1％の硫酸々性の70％アルコール中に標本を移し，メチレンブルーを除去する。原始脊椎骨数を正確にかぞえるために著者のKOH-グリセリン・アルコール・アリザリンレッドS染色法を用いた。

この方法の詳細は次の通りである。

1. 上述の方法に従って硫酸々性アルコールに漬けたものは70％アルコールで洗い硫酸を十分に除去する。

1[1]. 10％ホルマリン水か80％以上のアルコールで固定する。24時間

1[2]. 70％アルコール中に保存。

2. 下記の組成は気温や材料の大きさなどにより適当にかえる必要がある。この混液を十分に振とう攪拌し，その中に標本を浸す。約10分。(気温が高すぎると結果が悪い。組織の膨化が著しいときは無水アルコール・グリセリン混液 (2:1) を，組織が収縮しすぎたり透明にならないときはグリセリン・10％ KOH 水溶液の混液 (1:1) を少量加える)。

無水アルコール……………………………40～50cc
グリセリン…………………………………20～30cc
10％ KOH 水溶液…………………………20～30cc

3. 上記の混液100cc に1％アリザリンレッドS水溶液を2～3滴々下し，十分振とう攪拌

---

* t—分布をする k 個の標本の平均値 (x) の信頼限界は

$$\bar{x} \pm t_\varepsilon u/\sqrt{N}$$

$$u=\sqrt{\frac{1}{N-1}\sum_{i=1}^{k}(xi-\bar{x})^2}$$

$$=\sqrt{\frac{1}{N-1}\left\{\sum_{i=1}^{k}xi^2-N\bar{x}^2\right\}}$$

$$\bar{x}=\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{k}xi$$

t_ε は t—分布表の $\varepsilon=0.95$ ($\alpha=0.05$) あるいは $\varepsilon=0.99$ ($\alpha=0.01$) における値である。

した中で12～24時間染色する。(材料が大きいときは数日間かかることもある。)

4.　骨質以外の部分も濃く染っているようなときには，2)に記した混液で弁色する。

5.　グリセリンか2)の混液中に封入し，観察する。グリセリン中に封入保存すれば永久標本になる。

結果.　原始脊椎骨は化骨の進んでいる程度により色調がことなり，化骨しているものほど濃赤色に染色される。ほかの骨質についても同上の色調をあらわす。この方法は全体標本についても十分に適用できるし，普通に用いられているKOH-アリザリンレッドS染色では体形が保存できないようなせん弱な個体についても使用できる。

以上の方法で観察し，かぞえた結果にもとづいて，それらの平均値を求め，これと成魚の全脊椎骨数の平均値との関係をしらべた。

さらに幼生の最大全長に達した前後における脊鰭前端基部より体の前方の筋節数と，脊鰭・臀鰭前端間の筋節数について全長との関係をしらべ，実測値目盛のグラフを作成し，計算により直線式を求めた。

伊勢湾に回遊してくる葉形幼生には，マアナゴのそれによく似ているものがある。これは研究開始当初より異種あるいは異系群の可能性があることに気づき，マアナゴの葉形幼生としてあつかわなかった。その論拠の必要からさらに次のような方法で実験した。

マアナゴと種不詳のものの月別出現頻度を1958年2月から7月までしらべた。漁期の関係から漁具は一定しなかったが，主にバッチ網でとれたものである。二つの個体群の出現頻度は同一時に採集したものについてしらべ，A は種不詳のもの，B～D はマアナゴの幼生を表わすことにした。B～D は成長期の区分にもとずいて区別されたものであり，B は Stage I ～ Stage II, C は Stage III, D は Stage IV と Stage V の一部を含む。

マアナゴの葉形幼生の *No.* 1 と *No.* 2 の2個体と，3月と6月に採集した同じ全長の種不詳の各2個体について，Tab. 14 に示す体の部分の長さを比較した。また種不詳の12個体について原始脊椎骨数と筋節数をかぞえて，マアナゴのそれらと比較した。

伊勢湾産葉形幼生の月別全長組成は，上記の幼生の同定に用いた結果にもとづいてグラフのみから考察するにとどまった。シラス幼生については変態の進行している個体ほど採集が困難になり，著者の採集経験，葉形幼生の月別成長期別に見た組成の変動および飼育実験の結果にもとづいて考察する以外に適切な方法がない。

伊勢湾産稚魚と成魚の月別全長組成は，1954年から1958年までに採集し，全長を測定したすべての個体について，年度にかかわりなく月別に総合してしらべた。それゆえ，漁法も生息水域もはっきりしていないし，ただ伊勢湾産という共通点があるだけに過ぎない。

熊野灘産のものは個体数の不足から十分に全長組成をしらべる段階になっていない。

これらの月別全長組成は，葉形幼生では5*mm*間隔で，また成魚では20*mm*間隔で区分して表わした。

年令査定は1957年から1958年にわたって採集した伊勢湾産76個体と，1958年12月と1959年3月採集した熊野灘産55個体について，耳石を主とし，脊椎骨と鰓蓋骨を参考形質としてしらべた。耳石の年輪構造があきらかな個体のうち伊勢湾産8個体と熊野灘産14個体について，耳石の各年輪の長径 ($2r_o$……$2r_n$) および耳石の長径と年級との関係を久保 (1949) の方

法に従って図示した。また年級と全長範囲との関係をグラフに示した。

耳石の微細構造をしらべるためには油といし，すりガラス，透明ガラスの順に研磨し，キシロールで透明にして観察した。しかし普通の観察にはガラス研磨をしなかった。

雌雄別組成は1957年から1958年にかけて伊勢湾で採集した全長300*mm*以上48個体と1958年12月，1959年3月および12月に熊野灘でとれた69個体についてしらべた。また，熊野灘産個体は年級別・採集月別にもしらべた。性の判定はほとんどの個体が肉眼で可能であり，不可能と思われるものも顕微鏡の使用で可能になった。

年級と生殖腺重量との関係，年級と卵径の関係はいずれも熊野灘産個体を主体にしてしらべた。生殖腺の重量は左右の1対の合計が雄 0.1 *g*，雌 0.2 *g* (4捨5入) 以下のものを除外し，卵径は伊勢湾産2年級3個体，熊野灘産は6年級まで各年級について2個体と，7年級および8年級の各1個体を用いた。6年級までは各個体ごとに20個の卵径を測定し，7年級と8年級のものはそれぞれ100および200個の卵を卵嚢の各部分からとり出して卵径を測定した。そしてそれらの変異と平均値を算定した。

飼育実験は1958年4月23日白子で採集した最大全長に達したと思われる47個体の葉形幼生について行なった。Tab. 19 に示すように，これらの個体を4個の水槽に入れて直射日光をさけて室温で飼育した。容器底には十分水洗した伊倉津海岸の大粒の砂を敷き，濾過海水を水槽ごとに 3*ℓ* 入れ，空気ポンプで酸素を供給し，海水は5日目ごとに約⅓を新しい濾過海水とかえた。使用した海水は比重計換算で約12.5‰の Cl を含んでいる。容器 A～C からは約3日目ごとに随意に2個体とり出し，10％のホルマリン水で固定し測定した。容器 D は変態末期から稚魚を経て成魚の形質をあらわすまでの個体の観察に用いた。給餌は5月9日からはじめた。

第2節　結　　果

第1項　分布および生息環境

マアナゴは本邦および朝鮮半島の沿岸に分布し，北限は北海道噴火湾（函館＝Brevoot, 1856）で本州日本海沿岸にも分布しているが，本州太平洋沿岸の内湾や瀬戸内海には特に多産することが知られている。南限は高井（1959）によると北緯30°以北の東支那海と推定されているが，詳しいことはわかっていない。上述の分布範囲にはマアナゴの葉形幼生が海流にのって回遊してくるが，その季節は地域により異なり，伊勢湾では2月から5月上旬までがその盛期である。

外洋から伊勢湾に入ってきた葉形幼生は表層や中層を半浮遊状態でおよぎ，変態の完了に近いものは半底生性にかわると推定される。変態は4月から5月にかけて最も盛んに行なわれるが，1960年2月下旬に津市相川河口でシラス幼生末期の個体も採集されている。変態後は浅海の砂泥底や藻場に生息し，冬期は漁場が多少深いところにうつるから，避寒行動をすると考えられる。越冬を終えてふたたび湾内の浅海に移動するが，そのまま定着するものもあるらしい。8月になると湾口などの深部へむけて移動がはじまり，9月から10月にかけて湾口などの深部に達するものではないかと推定される。しかし，例外的に第2回目の越冬を内湾の浅海，半陸封の汽水池やそれにつづく灌漑用排水路で行なった個体が採集されてい

る。汽水池の Cl は5～9‰，水路のそれは1～3‰で，降雨時にはさらに低かん度の環境になると考えられる。しかもこの環境に十分に適応した個体がしばしば採集されている。

熊野灘に面した小さな湾内（尾鷲湾・九木浦湾）の低かん度域でも変態期幼生や変態直後の個体がとれるし，200～300*mm* の全長に達したものも少なくない。しかし，これらについては調査も不完全であるし，材料も少ないから論ずることができない。熊野灘でマアナゴの漁獲される場所は小型機船底曳の漁場に一致し，漁場の水深は秋から初冬にかけて300～500*m*，春は200～350*m* の亜深海の陸棚である（Fig. 1）。ここでは高年級の個体も多い。しかし，九木浦定置網に時々1*m* 近い全長のマアナゴが入網するというから，塩分濃度にたいするときと同様に，水深から見た分布範囲も巾広いらしい。

伊勢湾の知多半島海岸と湾口部は岩礁地帯で，海岸線からすぐに20*m* 近い水深のところでもマアナゴはすくなくない。このような環境のところは一般に外洋の影響が大きく，3年級以上のマアナゴも生息している。そのほかの地域はほとんど遠浅砂海岸で，部分的には砂泥質干潟を形成している。これらの環境は Cl の濃度から考えると高かん度汽水の範囲に入り，干潮や雨天のときの Cl が10‰以下になる場合が多い。また，そこにはアマモ（*Zostera*）

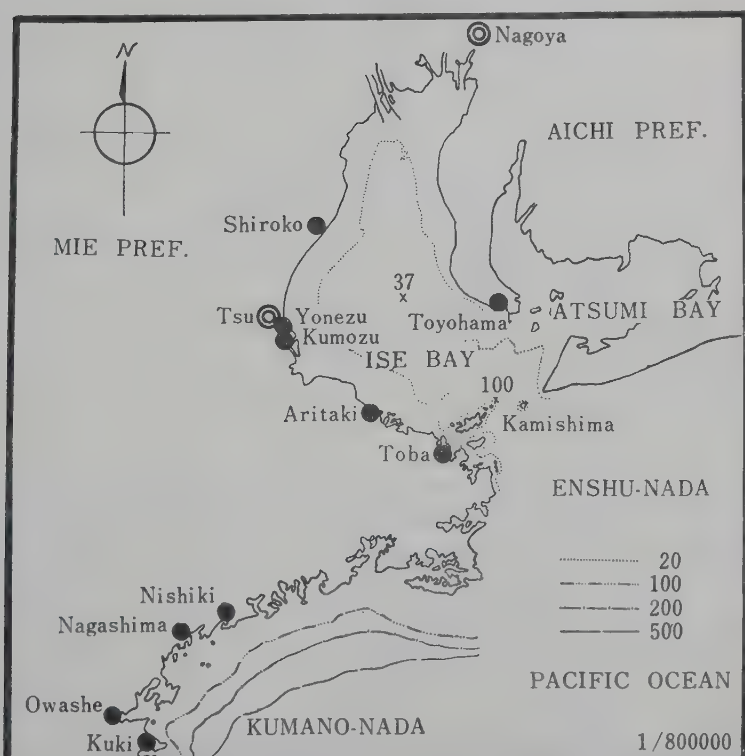


Figure 1. The map of Ise Bay and Kumano-Nada.

類が環境の Cl 濃度に応じて選たく的に群落を作り，藻場が形成される。マアナゴの稚魚や若魚などはこのようなところを好んで生息する。著者 (1956) は津市相川河口のこのような環境について既に報告している。伊勢湾中心部の底質は軟泥が大半を占めている。中心部の最も深いところは約 37*m*，湾口部では神島近くにあって約 100*m* に達している (Fig. 1)。

熊野灘の海岸線はリアス式陥没により多数の湾や入江を形成し，それらの海域では海水の Cl 濃度は 18～19‰で，黒潮の直接影響をうけている。湾内の深度は 50*m* 以上のところが多い。熊野灘については既に述べた通りである。

第2項　成長期の区分

マアナゴの体形と体色で幼生・稚魚と成魚は容易に区別できる。稚魚には褐色々素細胞が少なく，成魚にはっきり観察される脊髄・臀鰭の辺縁の黒色々素胞も少ない。幼生と稚魚は褐色色素胞の分布状態と体形で区別される。また， 幼生は Tab. 1 に示された点で葉形幼生とシラス幼生に分けられる。葉形幼生は全長の伸長・短縮により，伸長期幼生と変態期幼生にわけられる (Fig. 2, Tab. 2)。これらの葉形幼生については第2章第2節に述べる順位相関の結果にもとづいて Stage Ⅰ から Stage Ⅳに細分した (Tab. 2)。一般には順位相関の簡便法として Stage Ⅰ から Stage Ⅴ の区分基準に全長と全長/尾長（尾係数の逆数）の値を用いた (Tab. 3)。シラス幼生は臓器の分化・体形・体色・血液色・全長などから3期 (Stage Ⅴ から Stage Ⅶ) に分けた。すなわち， 全長 110*mm* より小さくなると葉形幼生の体形を失ない始めるが，時には95*mm* でも葉形幼生の特徴を保有している場合がある。Stage Ⅴ の特徴は葉形幼生の形質―体形・臓器の分化・色素細胞の発現状態―とシラス幼生の形質とをそなえ，全長は95*mm* より大きく，110*mm* より小さいことなどである。Stage Ⅵ は全長が85*mm* より長く，105*mm*より短い個体で葉形幼生の形質を全く失なうものがこれに属し，肉眼でも臓器の著しい発達が見られ，血液色が濃くなる。鰾にはガスが分泌されはじめているらしいものもあるが，ガスは肉眼で観察されないことが特徴である。なお摂餌はまだしていない。Stage Ⅶ は全長90*mm* 以下の個体で，体形は稚魚に近いが褐色々素細胞が存在せず，黒色々素細胞も稚魚より少ない。鰾にはガスが充満し，摂餌をはじめている個体もある。これらの区分基準は肉眼で行なえるものであるが，他の方法ではさらに正確にこれをうらづけすることが可能である（第3章参照)。

Table 1.　Changes in the biological features going parallel with metamorphosis.

	Stage	Transparency	Body colour and pigments	Blood colour	Organ formation
Larvae	Leptocephalus	transparent	colourless and larval pigment	colourless	larval pattern
	Shirasu	semitrans-parent	colourless to scarcely brown, larval pigment and a small number of adult pigment	scarcely red	differentiating for adult pattern
Elver		semitrans-parent to opaque	scarcely brown to brown	red	formation fini-shed
Adult		opaque	brown	red	adult pattern

Table 2. Division of growth stages of *Conger myriaster*.
Roman numerals (I～VIII and AP-I～AP-VI) attached to the larval, elver and adult-like stages indicate the extent of growth in due order.

Larval stage	Leptocephali	Larval-growing stage	I II	Based upon the rank correlation of relative growth
		Metamorphosing stage	III IV	
	Sirasu	(Metamorphosing stage)	V VI VII	Based upon the morphological (anatomical and histological) characteristics
Compromising stage	Elver		VIII	
Adult stage	Sex undifferentiated	Juvenile stage	A. P. I	Based upon the gonad developments, relative growth, and ages
		Young stage	A. P. II A. P. III	
	Sex differentiated	Maturating stage	A. P. IV A. P. V	
		Ripening stage	A. P. VI	(This is not collected yet.)

Table 3. A table for standarizing the division of lepotocephalic stages on the bases of total length and TL/CL value.

Qualification / Stage	Range	
	TL/CL	TL
I	……≧5. 50	115mm≧…
II	5. 50>……≧5. 30	126mm≧…≧110mm
III	5. 30>……≧3. 90	…≧115mm
IV	3. 90>……≧1. 90	126mm≧…
V	1. 90>……	110mm≧…

成魚の成長期は生息環境の相違により 2 つの個体群に分けられる。その 1 つである伊勢湾産個体群の成長期の区分は Stage AP-Ⅰ と Stage AP-Ⅱ に分けられる。両成長期の区分規準は相対成長の各グラフに見られる共通性により，全長 120*mm* 以下の個体が Stage AP-Ⅰ で，120*mm* 以上の個体が Stage AP-Ⅱ である。熊野灘産個体群の成長期は Stage AP-Ⅲ～Stage AP-Ⅵ の 4 期に分けられる。期の区分基準は生殖腺の発達の状態を主とし (Fig. 14)，相対成長における変曲点や年級を参考にした (Tab. 26, Ad. Tab. 3)。Stage AP-Ⅲ は全長 460*mm* 以下の 1･2 年級魚でその生殖腺は幼形で雌の生殖腺重量が 0. 2*g* に達しない。Stage AP-Ⅳ は全長470*mm* 以上の 3～5 年級魚で，生殖巣が発達期に入り，その重量が10*g* 以下のものである。Stage V は全長 730*mm* 以上のもの 6 年級以上の個体で生殖巣が成熟期

に入っているものである。Stage VI に属する個体はまだ採集されていない。この期は完熟した生殖巣をもつものである。

伊勢湾で採集したマアナゴの最も幼若な葉形幼生は全長105*mm*である。この個体は1959年3月19日鈴鹿市白子港で採集した。葉形幼生としての最大全長は133*mm*で，この長さがマアナゴの幼生の伸長期の限界と考えられる。変態完了前後の最小個体の全長は稚魚で 72*mm*,

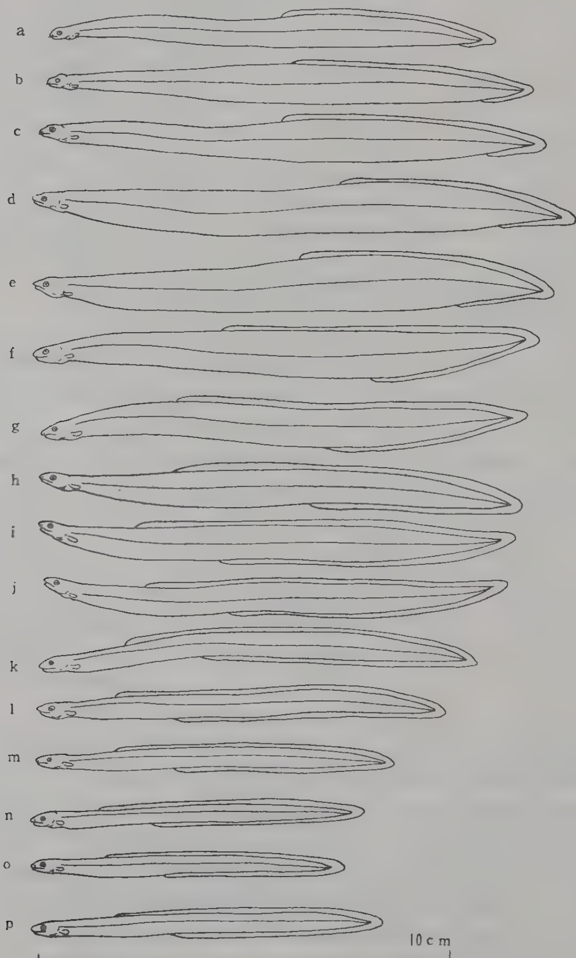


Fig. 2. Series of metamorphosis from the leptocephalus to the younger fish. a, Stage I; b～c, Stage II; d～f, Stage III; g～h, Stage IV; i～j, Stage V; k～l, Stage VI; m～n, Stage VII; o, Stage VIII (elver); p, Stage AP-I × ca. 2/3.

シラス幼生で 76*mm* である。稚魚の形態を保有している最大個体の全長は 88*mm*，成魚の形態をもつ最小個体は 80*mm* である。伊勢湾の浅海で採集された成魚の最大個体の全長は 388 *mm* で，この個体は津市米津海岸のアマモ藻場で1959年7月に採集したものである。熊野灘産の雄の最小個体の全長は 327*mm*，最大個体は 465*mm* であり，雌のそれらはそれぞれ 282 *mm*，935*mm* である。体重が最も大きい個体は雄が 130*g*，雌が 1850*g* である。

第3項　系群—数えうる形質

1)　正常脊椎骨数の範囲と脊椎骨数の異常個体

脊椎骨数をかぞえた2003個体のうち，全脊椎骨数が 139 以上のものは1990個体，140 以上が1984個体である。すなわち，全脊椎骨数が 138 以下のものは全個体の約0.6%，139以下では約1%である。これを水揚地別に見ると雲出の0%，尾鷲の3.2%を除けば，全脊椎骨数が 138 以下の個体の出現頻度はいずれも 0.6% に近くほぼ一定した値（頻度）を示している*(Tab. 5)。

熊野灘産個体のうち，脊椎骨数が異常に少ない *No.* 210 と *No.* 232 の2個体をそれぞれほぼ同じ全長の *No.* 211 と *No.* 233 の2個体と比較すると，Fig. 3 に示すようにこれらの間には尾端部の骨格に著しい差が見られる。この図は *No.* 232 と *No.* 233 とを比較したものであり，異常個体の末端脊椎骨の大きさは尾部棒状骨 (urostyle), 下尾軸骨 (hypural) と共に正常個体のそれらよりはるかに大きい。また，異常個体の脊椎骨数を 144 前後と仮定した場合に，*No.* 233 の尾端から11番目の脊椎骨と異常個体の末端脊椎骨とは大きさや形態に類似が見られる。マアナゴの脊椎骨数が異常に少ない個体でも，脊椎骨に融合や不完全分離などは見られない。したがってこれらの魚体に認められる脊椎骨数の異常は外傷による尾端の欠失に基因するものと思われる。

全脊椎骨数と腹椎数および尾椎数との相関関係を示す表 (Tabs. 8•9) によると尾端の欠失の影響は尾椎数のみにあらわれ腹椎数には見られない。また，体の各部分の測定

Table 4.　Abbreviations of the items on the meristic characters.

Abbrev.	Items and Counts
G	Gonad.
GW	Weight of gonad in grams.
GD	Degree of gonad maturity (A～F).
H	Head.
NA	Areoles of notochord.
MT	Myotome.
PDM	Pre-dorsal myotomes.
ADM	Ano-dorsal myotomes.
TM	Total myotomes.
SG	Total spinal ganglions.
ST	Total sclerotomes.
OT	Otolith.
AG	Ages.
V	Vertebra.
TV	Total vertebrae.
AV	Abdominal vertebrae.
CV	Caudal vertebrae.
M. V.	Mean value.

* Ad. Tab. 4 に示す通り，クロアナゴ (*Conger japonica*) の6個体のうち全脊椎骨数の異常な個体（尾端の異常）の出現頻度は50%の高率を示している。

Table 5. Frequency of abnormal caudal-end at the landing or fishing localities.

Locality			Frequency of abnormal vertebrae % Less than 139	Less than 138	Number of abnormal vertebrae Less than 139
Ise Bay	'54	Aritaki	1.3	0.5	129, 132, 139×3
		Toyohama	0.6	0.6	123, 137
		Kumozu	0.0	0.0	
		Total	0.9	0.5	
	'59 Yonezu		0.9	0.6	125, 129, 130, 131, 133, 136×2, 139×3
	Total		0.9	0.6	
'58–'59 Kumano-Nada			3.2	3.2	133, 134
Total			1.0	0.6	

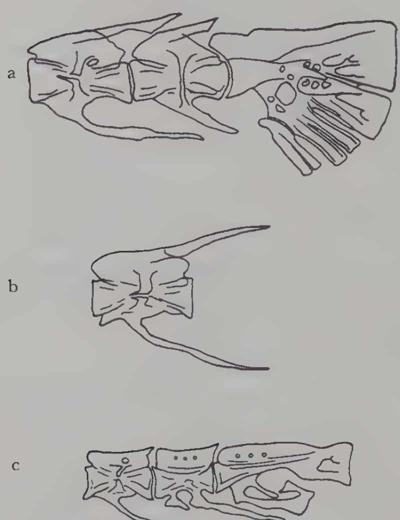


Fig. 3. Morphological difference of caudal vertebrae between the normal and abnormal specimens. a, caudal vertebrae (No. 232); b, vertebra 11th from posterior end in normal specimen; c, caudal end of vertebrae in normal specimen (No. 233) ×ca. 12.

値や相対成長グラフから全長と尾部の長さとの間の関係は正常個体と差がない (Tab. 6, Fig. 60)。さらに尾端部骨格が肥大した異常個体の尾鰭は，著しく伸長した鰭条をそなえ（正常個体の約2.8倍に達するものもある），原生尾らしい外観を呈するが，原生尾としての特徴はすでに失なわれている。*No.* 210 と *No.* 211 との間の相違も上述のものと同じである。クロアナゴでは全長と尾部長との割合が正常個体のそれよりも小さいものもあり，その上，尾部棒状骨と下尾軸骨の再生が完了していない例もあった。

以上の結果に加えて，Figs. 4•5 からわかるように脊椎骨数の頻度分布とその連続性の事実にもとづいて正常な脊椎骨数の下限を139とした。しかし，尾端における2•3の脊椎骨の欠失は外観から見出すことができないし，注意深く観察しても下尾軸骨の形質にほとんど相違がない。したがって推計学的な処理を行なう場合には資料として多少の不適当はあるがやむをえない。脊椎骨数の上限は149である。

2) 全脊椎骨数の平均値と信頼限界

全脊椎骨数の水揚げ地別・月別の平均値とその信頼限界は Tab. 7 と Fig. 6 などに示す通りである。また，全脊椎骨数の水揚げ地別・月別の頻度分布は Figs. 4•5 に示した。

1954年有滝に水揚げされた個体の月別平均脊椎骨数は最大が5月で最小が7月である。危険率5％のとき9月の脊椎骨数の平均値の信頼上限は144.78で，5月のそれの信頼下限144.88との間に有意の系群差が認められる。危険率1％のときには両者の間に有意差がない。危険率は5％のとき，5月における脊椎骨数は9月以外のもののそれらと，また，9月におけるそれは5月以外のものとそれぞれ有意な系群の差が見いだせない。1954年豊浜の平均脊椎骨数の最大は4月に，最小は8月に認められ，危険率5％の場合でも有意な系群差は全くな

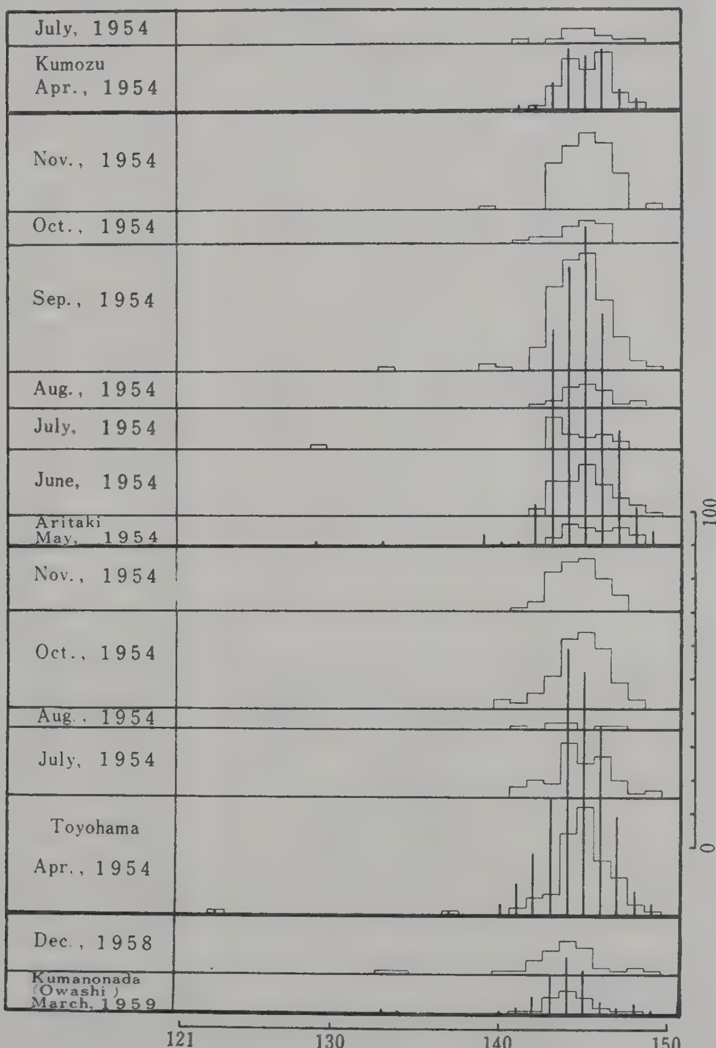


Fig 4. Frequency distribution of total vertebrae according to the localities and months.

Table 6. Comparisons of body forms and vertebral numbers between the normal and abnormal specimens.

	NO	210	211	232	233
Body form	TL	372	377	521	532
	SA	150	151	213	214
	CL	222	226	308	318
	Tail coefficient	0. 597	0. 599	0. 591	0. 598
Verte-brae	Total	134	142	133	144
	Abdominal	53	54	54	54
	Caudal	81	88	79	90
	N. B.	abnormal	normal	abnormal	normal

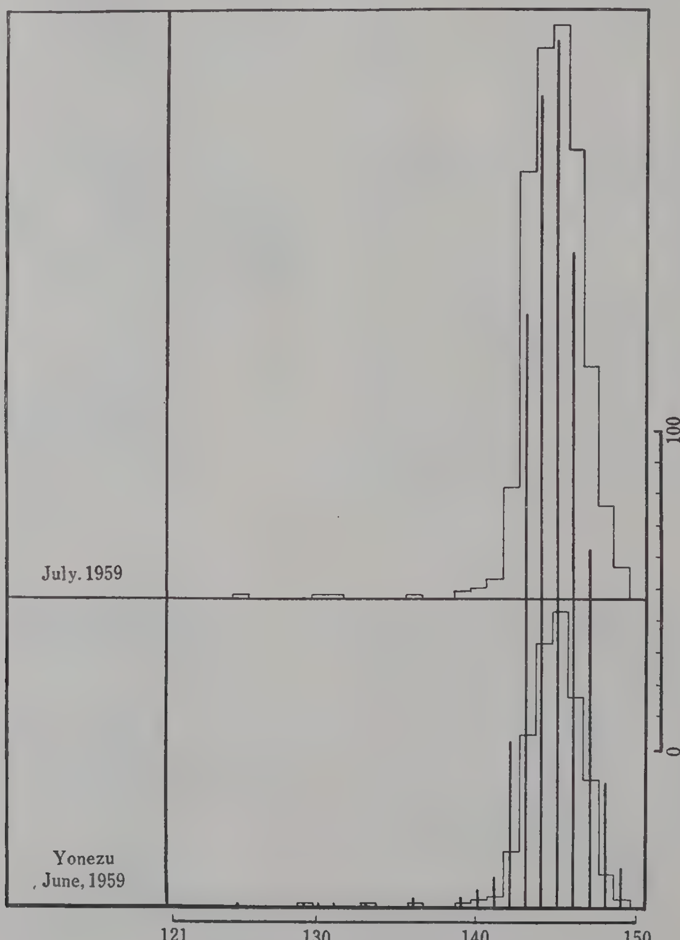


Fig. 5. Same as Fig. 4 (continued from Fig. 4).

い。このことは雲出に水揚されたものにもいえる。1954年度水揚げ地・月別の脊椎骨数を検討した結果，危険率5％で，豊浜産の11月の資料の平均値の信頼上限が144.88，有滝産5月のそれの信頼下限が144.88であって，両者の間に有意な系群差が認められる。しかし，危険

Table 7. Local and monthly variations in vertebral numbers and their averages, confidence limits and other calculated data. The months attached with ◯ indicate that the specimens with abnormal caudal-region are involved in the calculation.

Locality and season			N	Range	$\sum X$	$\sum X^2$	U	$\bar{X}$	Interval (±)	
									$\alpha=0.01$	$\alpha=0.05$
Ise Bay	Aritaki '54	May	25	143—148	3638	529460	1.555	145.52	0.87	0.64
		June ◯	56	129—149	8100	1171996	2.659	144.64	0.95	0.75
			55	142—149	7971	1155355	1.610	144.93	0.60	0.44
		July	22	143—147	3176	458542	1.431	144.36	0.86	0.63
		Aug.	24	142—148	3480	504650	1.474	145.00	0.90	0.62
		Sep. ◯	139	132—149	20075	2899841	1.941	144.42	0.42	0.32
			138	139—149	19943	2882417	1.630	144.51	0.36	0.27
		Oct.	23	141—146	3322	479858	1.446	144.43	0.85	0.62
		Nov.	90	139—149	13047	1891587	1.525	144.97	0.42	0.32
		Total ◯	379	129—149	54838	7935934	1.891	144.69	0.25	0.19
			377	139—149	54577	7901869	1.583	144.76	0.21	0.16
	Toyohama '54	Apr. ◯	102	123—149	14752	2134306	2.747	144.63	0.71	0.54
			100	141—149	14492	2100408	1.514	144.92	0.40	0.30
		July	58	141—149	8392	1214428	1.835	144.69	0.64	0.48
		Aug.	7	141—147	1008	145176	2.000	144.00	2.64	1.79
		Oct.	93	140—148	13449	1945175	1.732	144.61	0.47	0.36
		Nov.	65	141—147	9390	1356616	1.381	144.46	0.45	0.34
		Total ◯	325	123—149	46951	6795701	2.065	144.59	0.30	0.22
			323	140—149	46731	6761803	1.630	144.68	0.23	0.18
	Kumozu '54	Apr.	59	142—148	8556	1240872	1.358	145.02	0.47	0.35
		July	14	141—148	2027	293519	1.710	144.79	1.38	0.98
		Total	73	141—148	10583	1534391	1.424	144.97	0.44	0.33
	Total of '54 ◯		777	123—149	112412	16266026	1.924	144.67	0.18	0.14
			773	139—149	111891	16198063	1.924	144.75	0.15	0.11
	Yonezu '59	June ◯	374	129—149	54017	7829095	1.920	144.67	0.26	0.19
			371	139—149	53709	7776269	1.572	144.77	0.21	0.16
		July ◯	790	125—149	114309	16542883	1.933	144.70	0.18	0.13
			786	139—149	113787	16474701	1.627	144.77	0.15	0.11
		Total ◯	1164	125—149	168416	24371978	1.928	144.69	0.15	0.11
			1157	139—149	167496	24250970	1.609	144.77	0.12	0.09
	Total of '54 & '59 ◯		1941	123—149	280828	40638004	1.928	144.68	0.11	0.09
			1930	139—149	279387	40449033	1.601	144.76	0.09	0.07
Kumano-Nada		'58 Dec.	23	141—148	3318	478712	1.567	144.26	0.92	0.68
		'59 Mar. ◯	39	133—149	5601	804735	3.013	143.62	1.31	0.98
			37	140—149	5334	769090	1.893	144.16	0.84	0.63
		Total ◯	62	133—149	8919	1283447	2.580	143.85	0.87	0.65
			60	140—149	8652	1247802	1.766	144.20	0.61	0.46
Total of Ise Bay & Kumanonada ◯			2003	123—149	289747	41921451	1.956	144.66	0.11	0.09
			1990	139—149	288039	41696835	1.608	144.74	0.09	0.07

率1％ではこれらの間に有意差はない。また，1954年度水揚げ地別の資料間に系群差はなく，この年度の伊勢湾産マアナゴの平均脊椎骨数は144.75である。さらに，1959年6月および7月に米津周辺でとれた資料の脊椎骨数の平均値は共に144.77で完全に一致し，1954年度のどれとも有意な系群差を見い出すことができなかった。

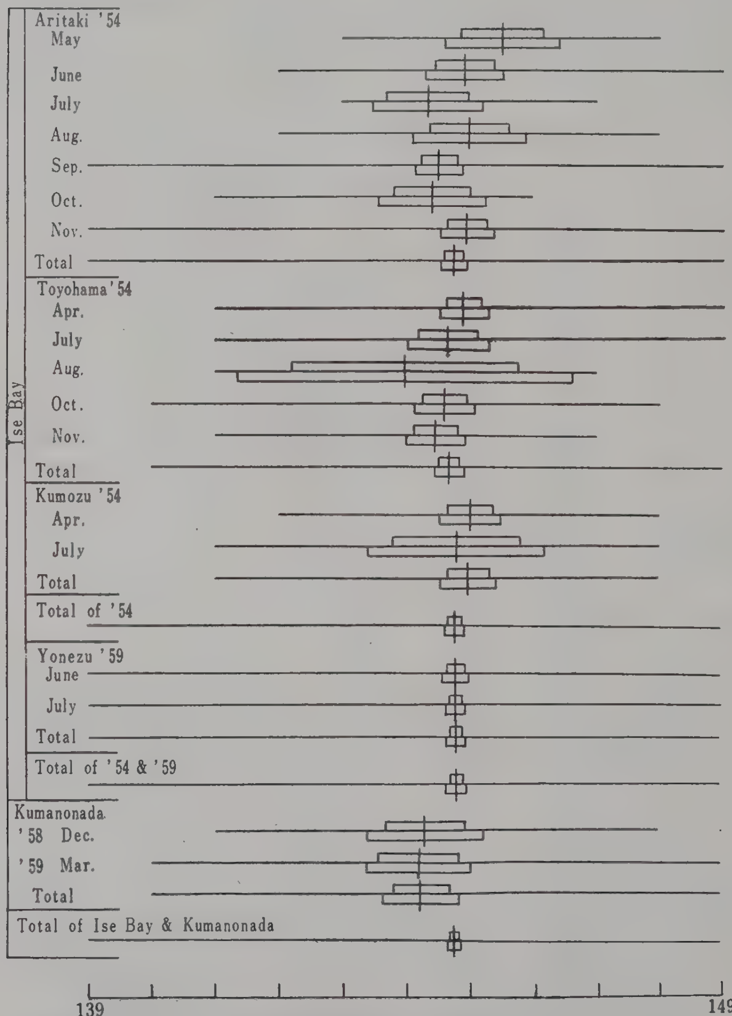


Fig. 6. Variation, average and confidence limits (on the upper side of the line $\alpha=5\%$ and on the lower side $\alpha=1\%$) in the number of total vertebrae according to localities and months.

熊野灘産のものでは月別の全脊椎骨数の平均値に有意差がない。熊野灘産の3月の資料の平均値の信頼上限は危険率が5％のとき144.79で有滝産5月のそれの信頼下限144.88との間に有意な系群差がある。しかし，危険率が1％のときには両者の間に有意差がない。水揚地別には危険率が5％のとき，熊野灘産の平均値の信頼上限は144.66であり，米津産のそれの信頼下限は144.68であって，両者の間に有意な系群差があるが，危険率が1％のときは有意差がない。内湾・外洋を通じて正常な個体1990尾の全脊椎骨の平均は144.74である。

3) 全脊椎骨数と腹椎数および尾椎数の相関関係，腹椎数と尾椎数の平均値とその信頼限界

腹椎と尾椎との境界部における椎体の形態的差異は著しくない。そのためにすでに方法のところで述べたように，両者の境界を便宜上腎臓実質の末端とした。

伊勢湾米津産および熊野灘産マアナゴの全脊椎骨数と腹椎数および尾椎数の関係は Tabs. 8･9 に示す通りである。一般に全脊椎骨数が少ない場合には尾椎数も少なく，その関係はほぼ直線的な傾向を示している。全脊椎骨数の異常な個体では尾椎数が著しく少ないし，上述のほぼ直線的な関係からはづれている。腹椎数は全脊椎骨数の多少にかかわらず一定の巾の変異を示し，異常個体でも変わらない。

腹椎数と尾椎数の出現状態は Tabs. 8･9 と Fig. 7 に示す通りである。腹椎数の変異の巾は全脊椎骨数のそれよりも著しく狭い。米津産では腹椎数が53～55のものが全個体の94％，熊野灘産では同様のものが97％を占めている。両者の腹椎数の平均値はともに約54で相互間に有意差がない (Tab. 10, Fig. 8)。尾椎数は全脊椎骨数よりも変異の巾が広く，正常な個体だけについても同じことがいえる。米津産および熊野灘産の正常個体における尾椎数の平均値とその信頼限界を見ると，危険率5％の場合でも系群差がない (Tab. 10, Fig. 8)。

伊勢湾産クロアナゴ6個体のうち正常な個体の全脊椎骨数はいづれも144～146であり，異常個体（全脊椎骨数が110～130）を含めて6個体の腹椎数は52～55である。両者の平均値は145と53.67であった。なお，正常個体の尾椎数は92～93であり，異常個体のそれは61～79である。

4) 葉形幼生の体節構造と体節数

葉形幼生の体節構造として明白に観察されるものに原始脊椎骨，筋節，脊髄神経節および脊索小室がある。以下これらの体節諸構造について述べる。

脊索は体軸として頭部後端から尾部末端に達する体節構造で，一連の小室からなり，小室壁は小胞様構造をしている。小室の大きさは脊索の太さに関係しているから，体の部分や原始脊椎骨の化骨の程度によって相違する。また，小室には時々脊索の位置に関係なく小さいものもある。脊索小室と原始脊椎骨との位置的関係は伸長期幼生では一定していないし，変態期幼生でも原始脊椎骨の化骨が進んでいない部分（椎間部の巾が広い部分）では一定していない。脊索小室数の変異の巾は272～296で，20個体の平均は286.10である (Tab. 11)。

原始脊椎骨の性状については第3章で述べるがその数の変異の巾は142～149で，20個体の平均は144.40である。原始脊椎骨の中央部背側にそって左右1対の脊髄神経節がある。例外的に尾端部の原始脊椎骨には2対以上神経節をそなえる場合も観察された。脊髄神節数の変異の巾は142～149で，その平均は144.55である。筋節は頭部に接する部分と尾端部でかぞえにくい。幼若な葉形幼生ほど体高にたいするその部分の筋巾が狭い。筋節数の変異の巾は

Tables 8 and 9. Correlation tables between the number of total vertebrae and that of abdominal or caudal ones together with their frequencies. Table 8, at Yonezu; Table 9, in Kumano-Nada.

Table 8

		Total vertebrae																						
		125	·····	129	130	131	132	133	·····	136	·····	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	Total	%
Abdominal v.	51																1	2				1	4	0.35
	52													1	1	3	2	2	2	2			13	1.12
	53	1			1			1				2	1	3	20	66	78	88	50	27	6	2	346	29.65
	54			1						2		1	2	4	18	71	80	78	62	35	11	4	369	31.63
	55					1							2	1	12	44	89	91	76	40	18	4	378	32.58
	56														1	3	4	10	10	6	4	1	39	3.37
	57															1	2	2	6	3			14	1.47
	58																		1				1	0.09
	Total	1	—	1	1	1	—	1	—	2	—	3	5	9	52	188	256	273	207	113	39	12	1164	
Caudal vertebrae	72	1																					1	
	⋮																						—	
	75			1																			1	
	76					1																	1	
	77				1																		1	
	⋮																						—	
	80							1															1	
	81																						—	
	82									2													2	
	⋮																						—	
	85											1	2										3	0.27
	86											2	2	1	1	1							7	0.74
	87												1	4	12	3	2						22	1.90
	88													3	18	44	4	2	1				72	6.22
	89													1	20	71	89	10	6				197	17.03
	90														1	66	80	91	10	3			251	21.69
	91															3	78	78	76	6			241	20.83
	92																2	88	62	40	4		196	16.94
	93																1	2	50	35	18	1	107	9.25
	94																	2	2	27	11	4	46	3.98
	95																			2	6	4	12	1.04
	96																					2	2	0.18
	97																						—	
	98																					1	1	0.09
	Total	1	—	1	1	1	—	1	—	2	—	3	5	9	52	188	256	273	207	113	39	12	1164	

Table 9

		Total vertebrae													Total	%
		133	134	……	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149		
Abdominal v.	52									1					1	1.66
	53		1				2	3	5	3	1		2		17	26.66
	54	1				1	3	6	7	5	2	2			27	43.33
	55				1	1		3	4	4	1		1	1	16	26.66
	56								1						1	1.66
	Total	1	1	—	1	2	5	12	17	13	4	2	3	1	62	
Caudal vertebrae	79	1													1	
	80														—	
	81		1												1	
	…														—	
	85				1										1	1.66
	86					1									1	1.66
	87					1									1	1.66
	88						3	3	1						7	11.66
	89						2	6	4						12	20.00
	90							3	7	4					14	23.33
	91								5	5	1				11	18.33
	92									3	2				5	8.33
	93									1	1	2	1		5	8.33
	94													1	1	1.66
	95												2	1	2	3.33
	Total	1	1	—	1	2	5	12	17	13	4	2	3	1	62	

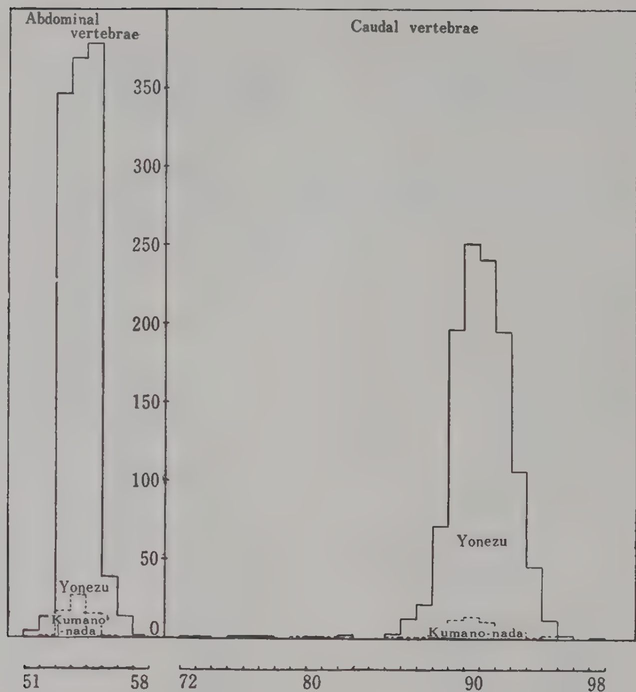


Fig. 7. Frequency distribution of the abdominal and caudal vertebrae according to localities.

Table 10. Local variations in the number of abdominal and caudal vertebrae and their averages, confidence limits and other calculated data. The localities attached with ○ indicate that the specimens with abnormal caudal region are involved in the calculation.

Locality and season	N	Range	X	X^2	U	$\bar{X}$	Interval (±) $\alpha=0.01$	Interval (±) $\alpha=0.05$
				Abdominal vertebrae				
Yonezu '59 (Ise Bay)	1164	51—58	62974	3408076	0.972	54.10	0.07	0.06
Kumano-Nada '58 & '59	62	52—56	3347	180725	2.593	53.98	0.87	0.66
				Caudal vertebrae				
Yonezu '59 ○	1164	72—98	105442	9555548	1.852	90.59	0.14	0.11
(Ise Bay)	1157	85—98	104898	9513186	1.538	90.66	0.12	0.09
Kumano-Nada ○	62	79—95	5572	501194	2.664	89.87	0.90	0.68
'58 & '59	60	85—95	5412	488392	1.974	90.20	0.68	0.51

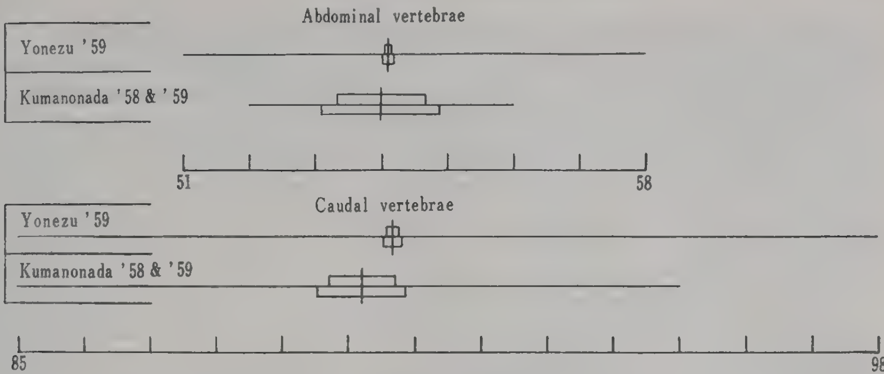


Fig. 8. Variation, average and confidence limits (on the upper side of the line $\alpha=5\%$ and on the lower side $\alpha=1\%$) in the number of abdominal and caudal vertebrae according to localities.

Table 11. Measurements and their average in each of metameric structures. Calculated separately in two different stages. For abbreviations in Tables 11 and 12 refer to Tables 4 and 20.

NO	TL	NA	ST	SG	MT
Stages I—III					
271	110	285	144	144	145
272	113	272	146	146	148
273	114	278	143	143	144
274	119	293	147	147	149
275	124	284	144	145	145
276	124	291	144	145	147
277	128	288	144	144	145
278	129	278	142	142	143
279	129	290	145	145	145
280	131	287	145	145	146
Mean (I—III)		286. 6	144. 4	144. 6	145. 7
Stage IV					
281	121	284	145	145	146
282	116	293	147	147	148
283	115	285	143	143	143
284	113	282	144	144	146
285	113	296	149	149	150
286	110	277	142	142	142
287	109	289	143	143	143
288	108	284	145	145	147
289	108	279	143	143	145
290	105	287	143	144	145
Mean (IV)		285. 6	144. 4	144. 5	145. 5
Mean (total)		286. 10	144, 40	144. 55	145. 60

142～150でその平均は145.60である。筋節数の平均値は原始脊椎骨数や脊髄神経節数よりほぼ1個多い (Tab. 11)。

葉形幼生の伸長および変態時における脊鰭および臀鰭の前端の位置の移動を筋節数であらわしたとき，幼生の全長と背鰭前端より前方の筋節数との関係は Ad. Tab. 2 の PDM-1・PDM-2 の両式で示される。前者は伸長期幼生を，後者は変態期幼におけるもので，両式か

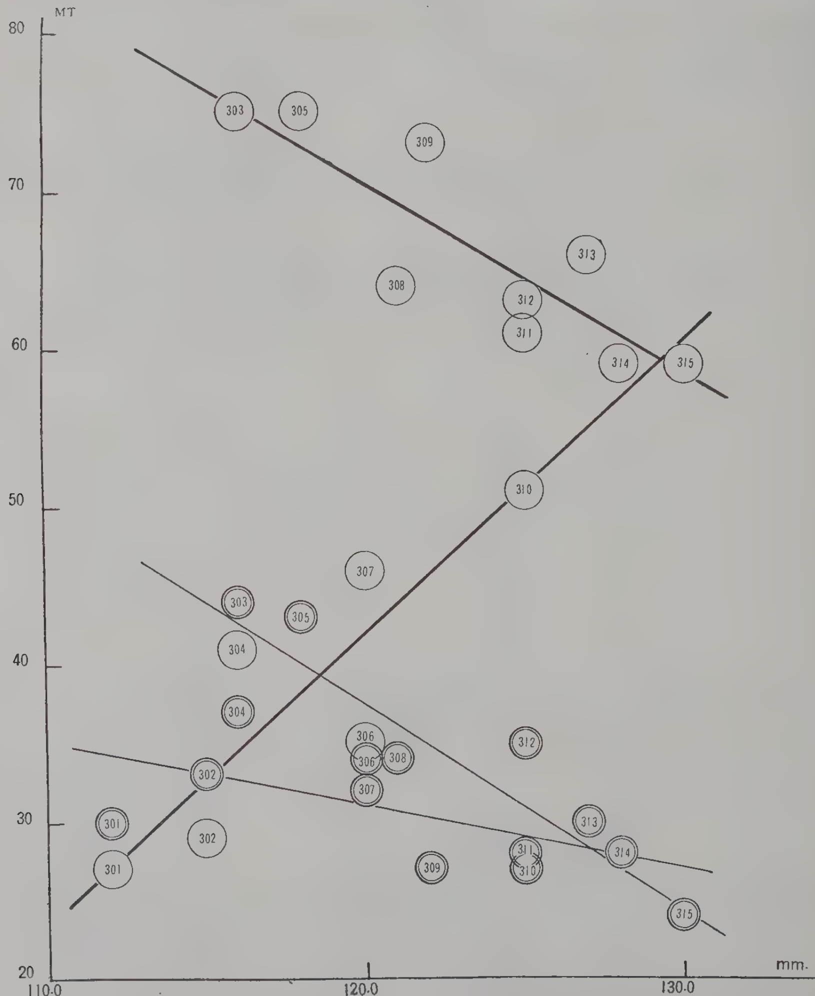


Fig. 9. Relative change between the total length and the number of myotomes. Single circles represent predorsal myotome, double circles anodorsal myotome, Arabian numerals specimen number, thick line PDM/TL and thin line ADM/TL. (see, Tables 12 and 26)

Table 12. Division of stages of leptocephali based on the biometric measuremens and meristic enumerations.

NO	Biometric length (mm.)											MT			ST	Stage
	TL	DH	AH	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PDM	ADM	TM		
301	112	7.4	10.5	8.6	2.1	1.3	5.2	27	27	54	58	27	30	143	142	IV
302	115	9.0	10.5	8.8	2.0	1.5	5.3	35	30	65	50	29	33	142	141	IV
303	116	11.8	7.6	6.7	2.2	1.4	3.1	30	73	103	13	75	44	145	145	II
304	116	9.2	9.6	8.3	2.1	1.5	4.7	37	44	81	35	41	37	146	145	IV
305	118	12.3	7.7	6.3	1.8	1.3	3.2	31	74	104	14	75	43	148	147	II
306	120	10.7	11.1	8.5	2.1	1.5	4.9	34	40	74	46	35	34	145	144	IV
307	120	10.0	10.7	7.8	2.2	1.6	4.0	34	48	82	48	46	32	145	144	IV
308	121	9.8	6.7	6.8	2.0	1.5	3.3	30	74	104	17	64	34	144	143	II
309	122	11.5	7.0	6.8	2.0	1.4	3.4	33	76	109	13	73	27	148	146	II
310	125	11.6	11.6	7.8	2.2	1.7	3.9	32	60	92	33	51	27	147	146	III
311	125	11.5	8.5	7.3	2.1	1.6	3.4	29	70	98	27	61	28	146	145	III
312	125	11.7	8.6	7.2	2.0	1.7	3.5	28	72	100	25	63	35	146	146	III
313	127	13.7	11.2	7.4	1.9	1.4	4.2	32	65	97	20	66	30	145	144	II
314	128	12.0	9.8	7.5	2.1	1.6	3.8	31	66	97	31	59	28	144	143	III
315	130	12.3	11.0	7.5	2.0	1.6	3.9	33	66	99	31	59	24	147	147	III

ら得られる変曲点の計算全長は約 129*mm* である，この2つの相関式から次のようなことがわかる。すなわち，伸長期の幼生は計算全長 129*mm* になるまで全長が伸長するが，背鰭前端よりも前方の筋節数は減少し，変態期に入って全長が短かくなってもその筋節数は減少をつづける (Fig. 9)。

幼生の全長と背鰭・臀鰭の前端間の筋節数に関する測定結果は Tab. 12に示す。さらに相対的な二つの関係式から求められる変曲点の計算全長は約 127*mm* である。この両式の意味は全長の伸長にかかわらず両鰭間の筋節数は背鰭前端よりも前方の筋節数と同じ傾斜で減少し，上記の計算全長に達してからは全長が短かくなるのにもかかわらず筋節数の増加が見られることを示している (Fig. 9)。これらの複雑な現象は背鰭および臀鰭の前端の前進，全長の伸縮，成長期および筋節の占める位置などが複雑に関係しあっているためである。

第4項　葉形幼生の同定

潮流にのって伊勢湾に流れこんでくる葉形幼生には，全長が約85*mm* のものから約 130*mm*

Table 13. Monthly change of leptocephali composition. 200 individuals of February in the present table and Figure 11 contain 30 individuals (15%) which have an intermediate pattern between A and B groups. Abbreviations as in Figure 10.

	Total N	*C. myriaster*						A (Others)	
		B (I—II)		C (III)		D (IV—V)			
		N	%	N	%	N	%	N	%
Feb.	200	97	48.5	22	11.0	15	7.5	36	18.0
Mar.	300	85	28.3	73	24.3	103	34.3	39	13.0
Apr.	300	43	14.3	45	15.0	161	53.7	51	17.0
May	300	10	3.3	12	4.0	239	80.7	39	13.0
June	41	—	—	—	—	8	19.5	33	80.5
July	24	—	—	—	—	—	—	24	100.0

まであり，これが同一種のものとは考えられない。もしこれが2種以上のものであった場合に，供試材料の同定の不正確さが研究結果におよぼす影響は非常に大きい。著者が伊勢湾で採集した葉形幼生には形態的によく似ているが，体形のわずかな相違から2群に分けられる。そのうち一つがマアナゴの葉形幼生であり，Tab. 13 の B~D で示される。他の群はAで示される種のわからないものである。Aはマアナゴの葉形幼生 (Stage I) と同等あるいはそれよりも幼若な形質をもつ場合が多く， 全長が 120*mm* 以下である。体形が非常にせん細で体の各部分の形態的規模が小さい。

両者の幼生について群別 (A~D) に月別頻度をしらべると,2月の供試個体 200 のうち30個体(15%)はAかマアナゴが区別しえなかったが，Tab. 13， Figs 10•11 に示すようにマアナゴ B は2月が最も出現頻度が高く，徐々に低くなって6月には全く見られない。マアナゴC は3月に最も多く， 6月には全く見られない。 これに対して， A は2月から5月まで安定した出現頻度を示し，BとC が観察されなくなった6月にも非常に多量出現し， 7月にはこれだけとなる。また月別に出現頻度の高いものを見ると2月はマアナゴ B, 3月から5月までがマアナゴ D, 6月と7月が A である。さらに月別の出現状態をA~D について全長組成からみると2月はB の110~115*mm*階級のものが最も多く， 3月・4月は C の 125~130*mm*， 5月は D 100~105*mm* が多い。A のみについて見ると, 2月・3月は95~100*mm*， 6月は100~115 *mm*， 7月は 115~120*mm* 階級のものがそれぞれ最も多い。またAの全長の最大個体を全長階級別に見ると 2月は110*mm*， 3月・4月は115*mm*， 5

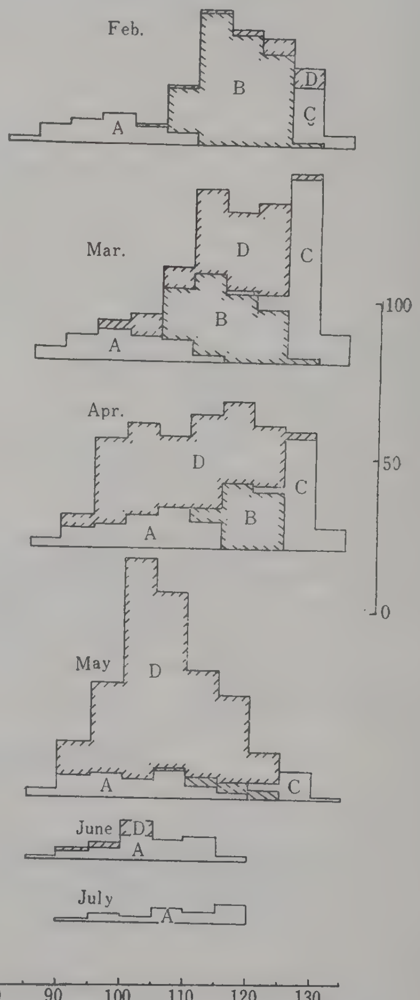


Fig. 10.　Monthly changes in the composition of leptocephali (*Conger myriaster* and an unknown species). A, an unknown species; B~D, *C. myriaster* (B, Stages I and II; C, Stage III; D, Stages IV and V)

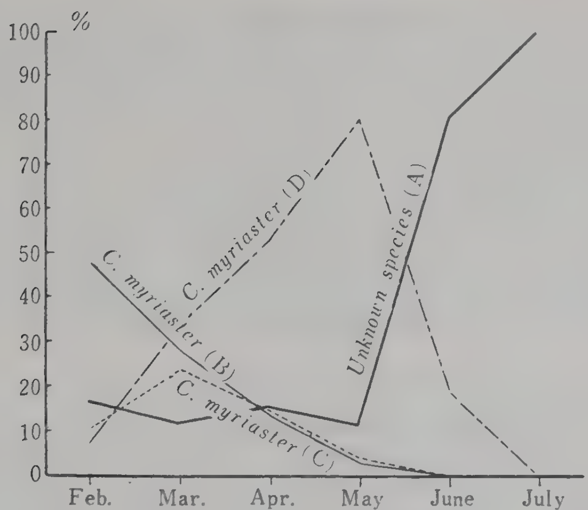


Fig. 11. Monthly changes in the composition of leptocephali. Abbreviation same as in Figure 10.

Table 14. Difference from between larvae of *Conger myriaster* (B) and an unknown species (A).

	A Unknown species		B *C. myriaster*
	March	June	
TL	109	109	109
BW	—	1.1—1.2	1.5—1.9
DH	8.2—8.7	7.9—8.6	10.5—10.8
AH	4.8—6.1	4.8—5.5	6.5—8.5
DW	1.0—1.4	1.0—1.2	1.8—2.0
AW	0.7—0.9	0.6—0.7	1.3—1.7
HL	—	6.0—6.5	6.7—6.8
SL	—	1.7—2.0	2.1—2.2
ED	—	1.2—1.4	1.5
PO	—	3.1	3.0—3.2
DA	—	26—33	29—31
SD	—	63—66	62—66
SA	—	92—96	93—95
CL	11—16	13—17	14—16
PL	1.4—1.6	1.5	1.7—1.8

月以降は 120*mm* である。

マアナゴの Stage I の幼生2個体とこれと同じ全長で3月と6月に採集された A の各2個体の体形を測定値により比較すると Tab. 14に示すような体巾や体高の著しい差が見られ

る。3月と6月のAについて比較すると臀鰭前端基部における体巾に差が見られるが，B(マアナゴ）にくらべると3月と6月の A に見られる差は個体差と考えられる。A と B の間に見られる差は前述の体高・体巾のほかに頭長，吻長，眼径，胸鰭長にもみられ，これらの著しい差よりも外観全般からうける差はもっと大きい。

著者がえた最も幼若な A の葉形幼生でさえ，体節数はすでに決定している。A の原始脊椎骨数の変異の巾は136～147でその平均値は 141.6，筋節数のそれらは138～147でその平均値は 142.8 である。平均値や変異の巾がマアナゴの葉形幼生と著しく相違している。

B～D の葉形幼生がマアナゴであることは飼育実験でも明らかであるが，著者は A の変態期に近づいた幼生を入手していないので飼育実験による同定ができなかった。上述の結果から，A は多分伊勢湾産マアナゴの葉形幼生と相違する系群か異種であろうと推定される。

第5項　全　長　組　成

葉形幼生の月別全長組成は全長の伸縮が複雑であるし，最大全長の個体差もあるから全長階級にわけて月別の変化をあらわしてもそれはただ全長組成の傾向をあらわしているのにすぎない。Fig. 10 からわかるように2月には伸長期幼生の全長 110～115*mm* 階級が最も多く，それよりも全長の大きいものは徐々に少なくなり最大全長に近いものはかなり減少し，変態期幼生はさらに少ない。3月には C の 125～130*mm* 階級を峰として D が増加し，B は僅かに減少している。4月には3月と同じ C の 125～130*mm* 階級が峰であるが，B と C は減少し

Table 15. Total length composition of *C. myriaster* from Ise Bay represented by the occurrence-frequency according to the month. Italic numerals the frequency (%), lines of the right side represent the non-hibernating materials, those of the left side once hibernating ones and dotted line twice hibernating ones.

TL mm.	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.
60— 80				4 *80*	8 *57*	19 *21*						
—100				1 *20*	5 *36*	66 *73*	3 *43*	1 *1*				
—120					1 *7*	3 *3*	1 *14*	3 *4*	2 *2*			
—140						2 *2*	3 *43*	11 *15*	13 *11*	2 *4*	1 *2*	
—160				*2* 1				36 *49*	38 *32*	1 *2*	1 *2*	
—180	*3* 2	*3* 1						19 *26*	40 *34*	3 *6*	3 *7*	
—200	*6* 5	*9* 3	*5* 3	*2* 1		— 1	*1* 5	3 *4*	16 *14*	9 *18*	5 *11*	3 *9*
—220	*27* 21	*17* 6	*20* 11	*11* 5	*3* 1	*1* 4	*1* 10	1 *1*	6 *5*	15 *31*	9 *20*	11 *31*
—240	*29* 23	*26* 9	*31* 17	*20* 9	*3* 1	*2* 8	*1* 8	*3* 1	1 *1*	13 *27*	11 *25*	12 *34*
—260	*26* 20	*29* 10	*22* 12	*27* 12	*5* 2	*4* 18	*3* 21	*6* 2	*5* 2 *1*	5 *10*	10 *23*	5 *14*
—280	*5* 4	*11* 4	*16* 8	*16* 7	*14* 5	*9* 37	*11* 88	*9* 3	*5* 1	*8* 1 *2*	3 *7*	2 *6*
—300	*3* 2	*3* 1	*5* 3	*14* 6	*22* 8	*19* 80	*18* 141	*17* 6	*15* 3	*17* 2	*14* 2 *2*	1 *3*
—320	*1* 1	*3* 1	*2* 1	*5* 2	*32* 12	*31* 129	*25* 203	*26* 9	*15* 3	*33* 4	*29* 2	1 *3*
—340				*2* 1	*16* 6	*27* 114	*25* 197	*23* 8	*25* 5	*25* 3	*43* 3	
—360					*3* 1	*5* 20	*13* 106	*14* 5	*30* 6	*8* 1	*14* 1	
—380	⋮ 1		⋮ 1		*3* 1	*2* 7	*2* 16		*5* 1	*8* 1		⋮ 1
—400			⋮ 1			— 2	*1* 4	*3* 1				
Total	79	35	57	49	53	519	806	109	136	60	51	36

Dが非常に増加している。5月はDの100～105mm階級に峰がうつり，B・Cは非常に少なくなる。6月にはB・Cが見られずDを採集するのも困難になる。ここで，BはStage IとStage II, CはStage III, DはStage IVとStage V（シラス幼生）の一部であるから，葉形幼生のみに限定すると5月はDの110～115mm，階級が最も多いといえるかもしれない。

シラス幼生については統計学的に全長組成をしらべる上に必要な資料がない。その理由については材料および方法のところで述べた。葉形幼生の上述の結果や採集の経験から考えて4月にはStages V・VIが多く，5月にはStages VI・VIIが多いと推定される。しかし，1960年2月にシラス幼生を採集していることから変態が季節的に巾広く行われていると思われる。以上のようにシラス幼生に関する限り全長組成の変化を説明する十分な資料はほとんどないといえる。

伊勢湾産稚魚と成魚の月別全長組成をTab. 15に示す。7月以後の未越冬魚と越冬魚の全長組成は不連続であるが，8月以降11月までは両者の全長組成が連続している。しかし，それぞれがはっきりとした山を形成し，一つの谷で両者をわけることができる。この谷に近い全長の個体は年級を査定しなければどちらの山に属するかわからない。この資料そのものが各種の目的に用いたものの集りであるからそのような査定はできない。谷の前後における全長組成の変化をt-分布の状態から未越冬群（右側実線），越冬群（左側実線）および第2回越冬群（左側破線）にわけた。数字は個体数，実線の外側のイタリック体数字は未越冬群と越冬群における全長階級の出現頻度を示した。上述の3群をそれぞれ第1群，第2群，第3群とすれば，第3群は湾口などの深部に移動せず越年した例外的な個体群といえる。未越冬魚の月別全長組成から4月と7月の間は全長の伸長が緩まんであり，7月から11月まで伸長が著しい，11月から越年魚の4月までは全長の伸長が見られず，4月から6月までは全長が伸長するが，6月から8月まではまた伸長がとまっている。8月から9月にかけて全長が伸長しているが，本種ではこの時期以後は湾口などの深部へむけて移動するという生態学上の事実から，全長組成にあらわれた数字は全長の伸長状態を説明するうらづけとならない。

以上の結果から全長の伸長が著しいのは春と秋で，緩まんなのは夏と冬であるといえる。また熊野灘個体群については全長範囲の広さにたいして個体数が少なく，現在の段階では統計的な資料としての価値が低い。

第6項 年 級 査 定

葉形幼生には年令形質がなく年級査定は採集調査による以外に方法がない。マアナゴの年令形質の中で最も観察しやすいのは耳石であり，稚魚からStage AP-IIまでがやや正確に年級を判読できる。年輪は耳石の長軸よりも短軸の方が数をかぞえやすい。しかし長軸の方が測定誤差が少ない。伊勢湾産の調査76個体のうち46個体約60％が耳石のみの観察で正確に年級査定できた。また鰓蓋骨や脊椎骨を参考にするとさらに21個体約28％が可能になる。熊野灘産個体群について62個体をしらべたが，耳石のみで査定できたのは19個体31％にすぎない。他の形質を参考にすればさらに18個体約29％が査定可能になり，残りの25個体は推定の域を出ない。Ad. Tab. 3で大きな数字で年級をあらわしたが，その右側肩部に×印がつけられているものは他の形質を参考にしたもの，大きな数字の右側下部に小さな数字が書いて

あるものは推定したものであって，小さな数字はその数字の現わす年級の可能性をもつ例である。このような記号や数字がついていないものは耳石のみで正確に年級が判読できたものである。

耳石の年輪構造とその形成機構は次の通りである。まずシラス幼生初期に疎構造の耳石核になる物質が嚢内に観察される。シラス幼生末期になると耳石の中心不透明帯（核）が形成される。稚魚期には耳石核の周辺に巾狭い透明帯が形成されるが Stage AP-Ⅰ に入ると再びその辺縁に不透明帯が形成される。この不透明帯も巾狭い。 Stage AP-Ⅰ の末期から Stage AP-Ⅱ の初期にかけて明りょうな第1透明帯が形成され，この内縁が0年級と1年級との境界である。この不透明帯が完成しないものは0年級であり，完成すれば1年級である。Stage AP-Ⅱの個体の耳石は第1透明帯の周縁に不透明帯が形成される。この不透明帯は秋季に形成されるが，12月中旬から早いもので2月下旬，おそい個体では4月上旬まで疑年輪の透明帯が観察される。この疑年輪の透明帯にはしばしば狭い不透明輪が見られる。4月から6月にかけてふたたび不透明帯がつくられ，夏季には第2年輪の透明帯が形成される。8月・9月に採集した個体はそのほとんどのものに不透明帯が形成されはじめている。第2透明帯とこの不透明帯との境界が年級境界線である。しかし年輪構造がこのように規則的でなく，年級を判読できないような個体やうたがわしい個体も少なくない。このことについては既に述べた通りである (Pl. Ⅱ-1•2)。

以上のように伊勢湾産個体群では一般に1年間に透明帯が2本出現し，夏季に形成されるものが年輪であり，冬季のそれは疑年輪である。このことは透明帯が形成される季節の石灰

Table 16. Correlation between the annual-ring diameter of otolith and the age grade.
$2r_n$, majer diameter of annual ring; 2R, major diameter of otolith.

	Age	NO	$2r_0$	$2r_1$	$2r_2$	$2r_3$	$2r_4$	$2r_5$	$2r_6$	$2r_7$	$2r_8$	2R
Ise Bay	0	351	1.2									1.2
		355	1.3									1.3
	1	388	1.2	2.3								3.1
		391	1.3	2.5								3.2
		406	1.2	2.5								3.6
	2	408	1.2	2.4	3.6							3.9
		415	—	2.4	3.5							4.0
		426	1.2	2.5	3.7							4.5
Kumano-Nada	1	202	1.2	2.5								4.2
	2	213	1.2	2.5	3.6							5.5
		217	—	2.4	3.7							5.9
		221	1.2	2.3	3.5							5.4
	3	233	1.2	2.2	3.4	4.8						6.1
		236	—	2.3	3.5	5.3						7.3
		240	—	2.2	3.5	4.9						6.6
	4	245	1.1	2.0	3.4	4.7	5.9					7.0
		247	1.1	2.2	3.5	4.8	6.1					7.1
	5	248	1.1	2.1	3.3	4.8	6.0	7.3				8.3
		250	—	2.0	3.4	4.8	5.9	7.3				8.4
	6	252	1.0	2.0	3.3	4.7	5.8	7.0	7.9			8.3
		253	0.9	1.8	3.0	4.1	5.0	5.7	6.5			7.0
	8	255	—	1.7	2.9	4.1	4.8	5.5	6.3	6.8	7.2	7.6

質代謝によってあらわされ，骨成長が低下することを意味している。

熊野灘産個体群では一般に耳石の年輪構造が不明りょうである。多くの個体では伊勢湾産のものに見られたような年輪構造上の規則性が失われている。すなわち，透明帯と不透明帯の巾や配列が乱れ，規則性を失っている上に，疑年輪構造が観察されなかったり透明帯と不透明帯との境界線が不明りょうなものが多い (Pl. II-2d)。

マアナゴの耳石に共通に見られる特徴として次の点があげられる。シラス幼生のときにできた中心不透明帯（耳石核），稚魚の透明帯，Stage AP-I に形成された不透明帯はいづれも0年級の時代には判然と成層しているが年級が進むにつれて成層は不明りょうになり，しかも中心不透明帯の縮小と Stage AP-I の不透明帯の透明質化が観察される (Pl. II-2, Tab. 16, Fig. 12)。また，1年級の個体の耳石で第1透明帯と疑年輪の間にある不透明帯は年級が進むにつれて巾が狭くなったり不明瞭になっている。例外的にはこの不透明帯が消失しかけているものもある。熊野灘産個体群にも同じ傾向が見られる。すなわち，すべての不透明帯は高年級のものほど輪構造が単純化し，不透明帯が巾狭くなったり，不透明帯に透明さがましてくる。しかもこの傾向は同一耳石でも中心部に近いところほど強く見られる。著者はこれを透明質化現象とよぶが，耳石核を中心とする放射状の射出構造や成層輪に観察される線輪構造に関係し，構造上の密度変化と関係をもつことはうたがいない (Pl. II-3)。

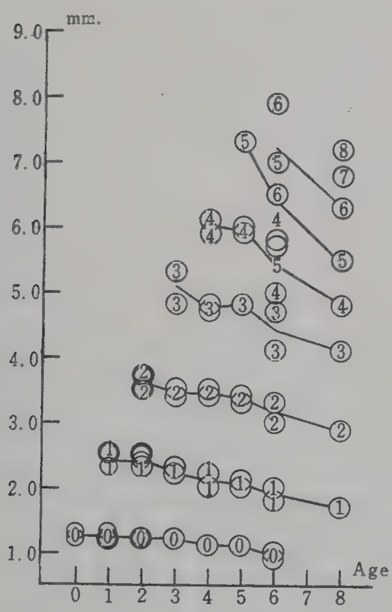


Fig. 12. Relative changes between the diameter of annual rings and the age grades. The change shows Lee's phenomenon. Arabian numerals indicating age grade of annual ring, single circles represent female specimen, and double circles represent male one. (see, Table 16)

以上の事実と共に高年級魚の各年輪の長径が，その年級に一致する若年級魚の年輪の長径より著しく短かく，その例としても8年級の耳石の長径が5年級のそれより短かかったことがあげられる。6年級の耳石の年輪の長径と年級との関係は Tab. 16に示す通りであって，これを久保 (1949) の方法に従ってグラフにあらわすと同年次の年輪を結んだ線は高年級側に向って低くなり，その傾斜は高年次の年輪ほど大きい (Fig. 12)。なお，年級の決定は夏輪をもって基準とし，稚魚から第1透明帯の形成が始まるまでが0年級，第2透明帯が形成されるまでを1年級，以下第 N-1 透明帯ができてから第 N 透明帯が形成し始めるまでを第 N-1 年級とした。したがって伊勢湾産のマアナゴは2年級になって数ケ月後に移動することになる。熊野灘産のものは1年級が13個体もあり，それらの生活史はよくわからない。雌は8年級のものまで入手したが雄は3年級までしかえられなかった。雌には耳石や他の年令形質にも産卵記号がない。鰓蓋骨や脊椎骨の年

令形質にも以上に述べたような構造や特徴が一般に見られるが，耳石におけるほど顕著でない。

第7項 年級と全長との関係

伊勢湾産個体群は採集季節が一年の四季を通して行なわれたから全長範囲が広い。しかし，熊野灘産個体群は12月と3月に限って採集したために全長の個体差が少ない（Fig. 13）。

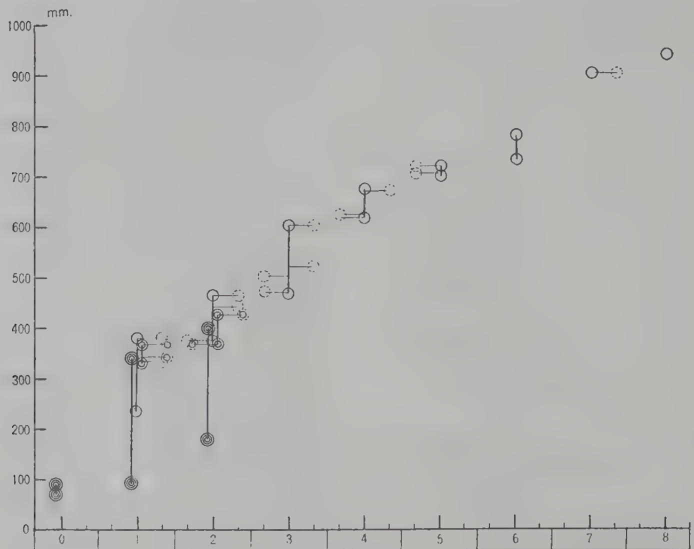


Fig. 13. Relation between the range of total lengths and the age grade determined by a number of age determinants. Single and double circles represent female and male of Kumano-Nada materials, triples Ise Bay materials, dotted circles on the left or right side indicate the possibility of the materials going beyond the confine of the corresponding.

また，伊勢湾産2年魚は11月までに採集したものに限られる。点線の円であらわした個体は左側のものが1年級低い可能性を，右側のものが1年級高い可能性をもつことを意味し，それぞれの年級の変異の巾で示した。個体数が少ないこと，採集季節が限定され，その回数が少ないことなどから年級と全長との間に直線関係があるかどうかわからないが，実測値目盛のグラフでは曲線関係があるのではないかと推定される。

第8項 雌 雄 別 組 成

伊勢湾産個体で全長が 300*mm* 未満のものの生殖腺は非常に小さく絹糸状である。 全長が 300*mm* 以上でも性の判別は双眼ルーペの使用によっても困難なときがある。全長 330*mm* 以上のものでは卵嚢に排卵されている。全長330*mm*以上の2年魚48個体のうち40個体が雌で5

個体は多少うたがわしい点があるが雌と思われ，残りの3個体が雄であった。雌は83.3%，雄は6.3%，多分雌と思われるもの10.4%であった。

Table 17. Sex compositions (%) observable in various localities and seasons.

Locality	Season	Age class	N	Female		Male		Unknown	
				N	%	N	%	N	%
Ise Bay	1957—1958	2	48 (43)	40 (40)	83.3 (93.0)	3 (3)	6.3 (7.0)	5	10.4
Kumano-Nada	1958 Dec.	1—8	23	18	78.5	5	21.5		
		1—3	18	13	71.9	5	28.1		
	1959 Mar.	1—7	39	37	94.9	2	5.1		
		1—2	18	16	88.9	2	11.1		
	1959 Dec.	4—6	7	7	100.0	—	—		
	Total	1—8	69	62	89.9	7	10.1		
		1—3	48	41	85.4	7	14.6		
		(1—3 (1958) 1—2 (1959))	36	29	80.6	7	19.4		
	Total	1	13	10	76.9	3	23.1		
		2	16	13	80.2	3	18.8		
		3	19	18	94.7	1	5.3		
		4—8	21	21	100.0	—	—		

熊野灘産個体では全長320*mm*以下の雌と全長327*mm*の雄が肉眼で性の判別をなしえなかったが，その他は万能投影機で容易に性を決定できた。第1回目の採集で得た23個体のうち雌は18個体（78.5%），雄は5個体（21.5%），雄はいづれも3年級以下である。したがって3年級以下の雌の出現頻度は71.9%である。第2回の採集では39個体のうち雌が37個体(94.9%)，雄が2個体（5.1%）である。雄は2年級以下であったから2年級以下の雌の出現頻度を見ると88.9%である。第3回目の採集は7例を得たにすぎず，いずれも4～6年級の個体であり雌のみであった。その結果，採集全個体69のうち，雄は7個体（10.1%），雌が62個体(89.9%)，3年級以下の総個体数48のうち雌41個体（85.4%），雄7個体（14.6%）である。4年級以上は雌のみである。また，年級別にしらべると，1年級では雌76.9%，雄23.1%，2年級ではそれぞれ81.2%と18.8%，3年級では94.7%と5.3%である (Tab. 17)。

第9項　生殖腺の形態と発育

雄の生殖腺は雌のそれにくらべて小さい。未熟な個体では絹糸状で細長く，著者が入手した材料の中で最も発達したものは太さが約5*mm*の紐様の白色様体であり，生殖孔の開口は見られなかった。

雌の生殖腺について排卵前のものは既に前節で述べた通りであるが，卵嚢中に排卵されたものは，稚形で貝類の鰓葉のようにひだをもち膜状である。一般に5年級まではこの状態のまま発達し，6年級以後になるとひだは不明りょうになり内容の充実した生殖腺になる。二次卵様のものが出現するのは6年級であって，5年級では時々観察されるにすぎないし，7年級でもその数は非常にすくない。

Table 18. Relation between the egg diameter or gonad weight and the age grade.

	Age	N	NO	TL	Oocytes or Oogonia			Gonad	
					N	Diameter (μ)	Mean	GW (g)	GD
Kumano-Nada	1	2	201	282	20	5.5—9.7	7.5	—	G
			206	330	20	7.6—11.0	9.1	—	F
					(40	5.5—11.0	8.3)		
	2	2	218	428	20	26—31	27.4	—	E
			221	442	20	21—29	25.3	—	E
					(40	21—31	26.4)		
	3	2	231	510	20	40—48	43.6	0.5	D
			236	566	20	42—47	44.1	0.4	D
					(40	40—48	43.9)		
	4	2	245	654	20	50—57	53.0	2.9	C
			246	672	20	56—62	58.7	2.7	C
					(40	50—62	55.9)		
	5	2	249	707	20	69—80	77.8	7.7	C
			250	711	20	65—74	70.2	4.6	C
					(40	65—80	74.0)		
	6	2	252	732	20	230—290	255	16.8	B
			253	782	20	250—290	268	34.4	B
					(40	230—290	262)		
	7	1	254	901	100	390—480	444	131.2	A
	8	1	255	935	200	420—490	440	114.5	A
Ise Bay	2	3	419	269	20	6.8— 8.0	7.6	—	G
			422	294	20	9.6—11.0	10.4	—	F
			426	356	20	10.8—13.8	12.1	—	F
					(60	6.8—13.8	10.0)		

年級別に見た卵細胞および卵の特徴は次の通りである。内湾産・外洋産をとわず，卵巣から卵嚢へ排卵される前の卵細胞は非常に小さくその長径は10μ前後であり (Tab. 18), 細胞内に油球や卵黄物質が存在しない (Pl. Ⅲ)。伊勢湾産の2年級魚で排卵の行なわれたものでも油球はなく，卵黄物質も観察されない (Pl. Ⅳ-1～3)。熊野灘産の2年級は卵膜構造が観察されるし，油球や卵黄物質も認められる (Pl. Ⅳ-4・Pl. Ⅴ-Ⅰ)。3年級では油球と卵黄滴がはっきり観察されるが，ことに前者は大小数個からなっていて量が急に増加している (Pl. Ⅴ-2～4)。4年級になると卵黄物質が増加しているが，その他の点では大きな差が見られない (Pl. Ⅵ-1～3)。5年級では卵黄物質が増加し，わずかに卵細胞が不透明になる (Pl. Ⅵ-4・Pl. Ⅶ-1～2)。6年級の卵嚢中には既に述べたように多数の二次卵様のものが出現し，卵細胞（一次卵）は急激に大きくなり，卵黄物質と油球は発達増加する。油球は一般に合一し数が少なく大きい (Pl. Ⅶ-3・4)，7年級の卵黄は非常に充実し，そのために卵細胞は完全に不透明になる。油球は概して小さいが数が多い。卵膜も厚くなっている (Pl. Ⅷ-1・2)。8年級の卵細胞は他の魚類で見られる熟卵に近い状態をしていて，油球が小さく数が多くなり，卵嚢も非常に充実している。この年級の卵に限りホルマリン固定の卵嚢を水中で攪拌すると卵が卵嚢からはなれる (Pl. Ⅷ-3・4)。

生殖腺の重量の対数値と年級との間にほぼ直線的な関係が見られる (Fig. 14) したがって雌の生殖腺の重量は参考的な年令形質といえる。また，各年級別に卵径を測定した結果は Tab. 18 に示す通りである。卵径の対数値と年級との関係は直線的ではない (Fig. 14)。*No.*

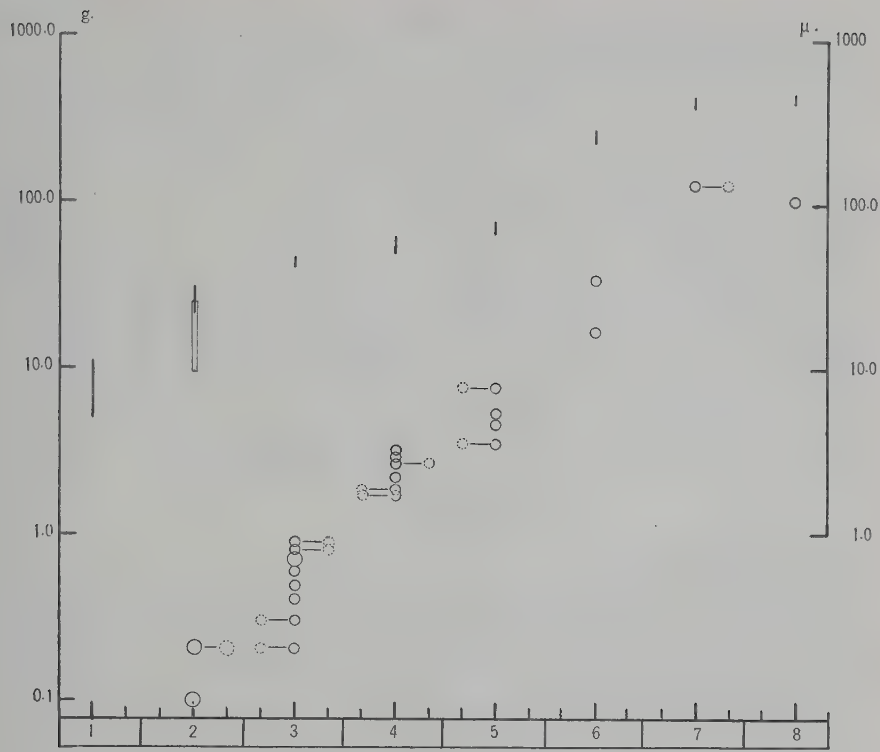


Fig. 14. Relation between the age grade and the variation ranges of egg diameter and of gonad weight. Double line shows the variation of egg diameter in Ise Bay material, single line that of Kumano-Nada one, small circles represent female of Kumano-Nada materials, large circles male of Kumano-Nada ones, dotted circles on the left or right side indicate the possibility of the materials going beyond the confine of the corresponding.

255の卵巣についてしらべた結果では卵巣のどの部分をとっても卵径はほぼ一定した値をもち，いわゆる二次卵や，卵巣の部分による熟度の相違はない。

第10項　飼　育　実　験

葉形幼生の飼育は供試個体が幼生としての最大全長に達する前後のものを用いれば困難でない。酸素を供給し，直射日光をあてず，時々濾過海水を交換すれば容易に変態を完了する。実験の結果は Tab. 19 に示す通りである。

最大全長に達する前後の葉形幼生47個体を選び，4月23日飼育を始めた。5月3日には各容器 (A～D) ともそれぞれ1～2個体のシラス幼生 (Stage V) があらわれ，5月6日にはシラス幼生中期のものも出現した。5月6日夜半から7日早朝の間に空気供給ポンプが故障し20個体斃死した。5月11日はシラス幼生末期 (Stage Ⅶ) の個体が始めて観察され，5月16日

Table 19. Changes of total length in metamorphosing larvae obtained from culture experiment. TL, total length of fixed material; S, stage; underline, date of completion of metamorphosis.

Date	(A) N=11			(B) N=11			(C) N=10			(D) N=15			R
	NO	TL	S	NO	TL	S	NO	TL	S	NO	TL	S	
Apr. 23	451	129	Ⅲ	452	128	Ⅲ							45
26	453	118	Ⅳ	454	130	Ⅲ							43
29				455	122	Ⅳ	456	116	Ⅳ				41
May 2	457	117	Ⅳ				458	109	Ⅳ				39
5	459	100	Ⅴ	460	97	Ⅴ							37
7	461	103	Ⅳ—Ⅴ	464	99	Ⅴ	468	100	Ⅴ	474	104	Ⅳ—Ⅴ	17
	462	96	Ⅵ	465	99	Ⅴ	467	97	Ⅴ	425	100	Ⅴ	
	463	95	Ⅵ	466	97	Ⅵ	470	96	Ⅴ	476	98	Ⅵ	
				467	95	Ⅴ	471	95	Ⅵ	477	96	Ⅴ	
(Perishing)							472	95	Ⅵ	478	95	Ⅴ	
							473	94	Ⅴ	479	95	Ⅵ	
										480	93	Ⅵ	
11	481	94	Ⅴ—Ⅵ	482	89	Ⅵ							15
14	483	86	Ⅶ				484	88	Ⅵ—Ⅶ				13
17	485	85	Ⅶ				486	77	Ⅷ				11
							(May	16,	Ⅶ—Ⅷ)				
19				487	75	Ⅷ							9
				(May	18,	Ⅶ—Ⅷ)							
				488	72	Ⅶ—Ⅷ							
26	489	79	Ⅷ										8
	(May	24,	Ⅶ—Ⅷ)										

には稚魚が見られた。また成魚の体形と体色をそなえた個体が出現したのは5月22日である。最後に葉形幼生の体形をもつものが観察されたのは5月12日であり，シラス幼生初期は5月16日，シラス幼生中期は5月19日，シラス幼生末期は5月23日でその後は見られなかった。したがって5月24日にはすべての個体が稚魚になっている (Fig. 15)。

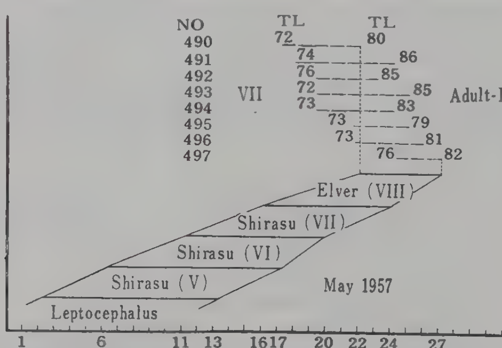


Fig. 15. Result of culture experiment. Relation between the progress of metamorphosis and the days required, and that between the range of total length of elver and the days requisite for the completion of the stage.

この飼育個体の期の決定は容器 A～C の個体で最も早いかおそい成長をしているものに対比する容器Dの個体をとり出して測定し，測定後その容器にもどした。測定部位は全長と尾部長である。この実験の結果から飼育をはじめてから10～20日でシラス幼生になり，Stage

Vは約4日間，Stage VIは3〜5日間，Stage VIIは4〜5日間かかり，Stage Vから変態完了したときの全長は72〜76*mm*で容器Dの8個体の平均長は73.6*mm*，稚魚期の日数は4〜7日間，平均5.4日を要し，全長は79〜86*mm*でその平均は82.6*mm*，その後成魚の体形と体色をあらわす (Fig. 15)。

この間の摂餌反応をしらべるため，濾過海水をとりかえる数時間前に少量のプランクトンやイトメ (*Tylorrhynchus heteroehcatus*) のくだいたものをあたえたが，5月11日に1個体のみがイトメにたいして反応し，変態完了前に反応を示したものが約半数に達した。しかし残りの個体は変態完了直後になって反応を示したが，これらの個体が著者の観察時以外に残りの餌料をたべなかったという証拠はない。

幼生の生態行動は個体の変態進行程度により異なり，葉形幼生は容器の表・中層を静かに蛇行遊泳し，入射光線にたいして負の趨性をもつから容器の暗い側に集る。シラス幼生のStage V やStage VIの個体は葉形幼生の大差ない遊泳活動をしているが，中には容器底に静止するものもある。しかし砂中に潜伏している例は皆無であった。Stage VIIになると昼間は容器の底壁に静止し，夜間は底を移動し，ときには浮上遊泳するものもある。稚魚も前期のものと同様に夜行性である。

第3節　考　　　察

第1項　生活史と成長期の区分

海産魚が低鹹度汽水や淡水に適応する例はめづらしくない。著者ら (1956・1957・1959) が既に報告しているように，あるものは生活史の中で，またあるものは徐々に変った環境に適応している。その著しい例として三重県海山町大白池に注ぐ純淡水の清流域でクロダイ (*Milio macrocephalus*) を採集した (1960)。この池は時には海に放水するが常時陸封されている。このような例から考えてもマアナゴが低かん度汽水池に半陸封されることが不思議ではない。しかしそのような環境に生息している個体よりも，全長の短いマアナゴが熊野灘の亜深海にも生息しているのは環境に適応する力が強いことを示している。このことから水圧，水温，光の影響，塩濃度などにたいする許容範囲が著しく広いといえるであろう。

変態期の接岸という現象が変態に不可欠の条件かもしれないし，あるいは性の決定などに関与する条件かもしれない。また，一般に接岸期と稚魚期が一致している種類の魚は，その時期に容易に汽水や淡水に適応するといえよう。

葉形幼生期を生活史の間にもっている魚類の変態は非常に複雑である。多くの研究者は変態の機構を究明するための第1段階として，幼生から成魚になるまでの変態（成長）期をいろいろ区分している。SCHMIDT (1909・1912) は *Anguilla vulgaris* について孵化直後から幼生としての最大体長に達するまでの期間を葉形幼生とよび，その後のものを変態期の稚仔魚といっている。この区分は STRUBBERG (1913) や JESPERSEN (1942) によって支持されている。GRASSI (1919) は同種のウナギについて色素細胞の発生状態にもとづいて幼生・半幼生・稚魚に大別し，さらに半幼生を3期，稚魚を2期に細分している。前述の SCHMIDT (1909) は変態期の基準に幼歯の脱落状態，色素細胞の発現および全長にたいする各部分長の関係をしらべて6期に分けている。内田 (1932) はマアナゴの変態期が最大体長になる以前から始まると述べ，高井 (1959) はマアナゴの葉形幼生は最大全長に達するまでであると述

べ，その後のものを半幼生（半仔魚）とし，これをさらに2期に細分している。また稚魚を半稚魚と稚魚にわけて，前者をさらに4区分し，半稚魚と稚魚の間に最小全長になると述べている。この区分はGRASSIの区分に準ずるものである。

著者は伊勢湾で採集された最も若い幼生より幼若なものについて特別の知見を持っていない。伸長期と変態期の区分は幼生としての最大全長に達するときをもって境とするといっても，最大全長前後の個体について，それがどちらに属するかということは決めにくい。また成長期（変態期）の区分も細分しすぎると個体差が細分の範囲や定義の領域を超えてしまうことがある。たとえばGRASSI (1919) や高井の定義にしたがって1個体毎に詳しくしらべていくと，どちらに属するかわからない個体が続出し，個体差や観察者の主観によって期の区分が不確定なものになる。著者もかなり細分したが，細分の基準が入念であったとはいえ，あくまでも比較上での概念である。幼生を Stage Ⅰ～Stage Ⅶ に区分したが，Stage Ⅰ～Stage Ⅳ は相対成長を説明する上での必要に迫られた区分法であり，Stage Ⅰ は Stage Ⅱ よりも，Stage Ⅱ は Stage Ⅲ よりも，Stage Ⅲ は Stage Ⅳ よりも多分幼若者であろうといえるし，ⅠはⅢよりも，ⅡはⅣよりも，ⅢはⅤよりも絶対に幼若であるといえる。

幼生や稚魚を成魚型色素細胞で区分するとき，その出現部位が個体により著しく相違することが多くの研究者により知られている。GRASSI (1919) のように特定の形質を変態期の基準にすると区分は容易であるが，危険性も大きく不都合が生じやすい。たとえば後述の順位相関に関するSD/TLの例がそれであり，幼歯の脱落についても後述するように個体差が大きいのである。以上のことからもわかるように成長期（変態期）の区分は数多くの特徴や形質を吟味し，それらの綜合的な結果に従わねばならない。ただ便宜上その中で最も信頼のおける特徴または形質について基準をつければよいと考えられる。

変態期の定義は研究者により，あるいは研究材料により差がある。マアナゴについて述べると，内田（1932）は葉形幼生の体長が約120*mm*になって変態期に入り，変態期中に130*mm*に達してから体が短かくなるといっている。高井（1959）は伸長期から変態期にうつる際に最大体長になり，そのときの長さは110～120*mm*である (P. 126) と述べながら，幼生の体長組成の項目では変態期中に最大体長となり，120～130*mm*であると説明し，さらに最大体長に達したのちが半幼生であると記載している。著者は体形により葉形幼生とシラス幼生に，最大全長と変態末期の最小全長により伸長期幼生と変態期幼生にわけた。その二つの分け方が本質的に異なるものであり，それぞれの境界が一致しないのは止むをえない。改めて相対成長の項目で述べるが，著者と内田（1932）の変態期の定義の差異は考え方のちがいに基づくものである。

ウナギに関する変態期の定義は，文献からだけの知識であり，標本に接していないからGRASSI (1919) のいう半幼生について疑念をもつが，それ以上の批判はできない。しかしマアナゴに関する高井の半幼生は形態的にあきらかに葉形幼生というべきものであって，体制の上からいっても半幼生というのは適切でない。著者はシラス幼生にたいして半幼生（稚魚でもなく，葉形幼生でもない）という名を与える予定であったが，同じ名を用いることによって生ずる混乱を防ぐために“シラス”幼生という語を用いた。著者のシラス幼生はSCHMIDT (1909) の4～6期の一部に，GRASSI (1919) の3～5期に，高井（1959）の半幼生の一部と半稚魚に相当すると考えられる。

著者は全長が最も短かくなったときを変態の完了時とした。内田（1932）は成魚の形態をあらわしたときを完了時としている。著者と内田（1932）の相違は定義のあたえ方によるものであり，著者は稚魚から成魚になるときに変態ということばが適当でないし，生態的にも形態的にも幼生期の状態にあるとはいえない。稚魚と成魚の区別は色素胞などだけでなく，相対成長における変曲点の位置によって明りょうになる。

成魚の成長区分は一般に年級・生殖腺の状態・全長などを基準に用いている。これらは前もって供試材料が同一系群であるということがわかっていればよいが，このような点が明確に立証できないときは生態的な区分を必要とする。著者は成魚においても幼生の場合と同様に多数の要因によって成長期を区分した。要因としては生息環境，相対成長における成長軸の本質的な差，年級および性分化と生殖腺の発達などがあげられる。マアナゴの生殖腺には産卵記号がないし。卵嚢中には二次卵というべきものがないから性分化が行われた後は生殖腺の発達状態を基準にするのがよいと思われる。

第2項　生態学的単位と系群の標徴

同一種の魚の生態学的単位は分類学における亜種以下の場合が多い。山階（1947）は鳥類の染色体を研究し，亜種や品種を細胞遺伝学的に定義づけたが，これを魚類にあてはめることはできない。徳田（1953）による遺伝因子の突然変異があらわれる頻度は，地理的に相異しているという考え方も，すぐに魚類にあてはめることができない。魚類の生態学的単位は中尾（1953）が主張している個体群の定義をあてはめて考えるのがよいと思われる。すなわち，彼の定義“交雑の可能性が高い同一種の群を個体群と規定する”を主体にし，これに“地理的環境要因の直接作用によって生じた変異の特徴をもつ”という説明をつければ，魚類の生態学的単位，つまり系群を定義づけることができる。したがって産卵域や産卵期の環境の一致や類似というような孵化以前の条件によって特徴づけられる形質を規準として系群を規定すると同時に，孵化後の成長におよぼす水温や栄養などの影響も参考にして規定されなければならない。Clark・Marr (1955) は自然環境で成長したアメリカ産イワシの生態的単位に品種の観念を導入して系群を定義している。しかし，このような定義を自然環境で成長する個体にあてはめ，さらに実証することは不可能であろう。とくに，魚類の生態学的単位——系群——に遺伝学的な意味をもたせるのは危険である。

系群の識別には推計学的方法と生物学的方法とがある。マアナゴの場合には回遊系や産卵水域さえ現在なお推定の範囲を出てないことを考えると，その系群を後者によって識別するのは困難である。したがってこの場合には，系群の識別を推計学的に行なう以外に適切な方法がない。

マアナゴの脊椎骨数の変異については Takagi・Kobayashi (1958)，高井（1959）の報告がある。彼らは正常脊椎骨数の範囲や異常について言及していない。伊勢湾産個体群では0.6％前後のものが脊椎骨数の正常範囲外にあり，熊野灘産個体群では3.2％の高率を示している。この両者の差の原因の一つとして年級組成の違いがあげられる。クロアナゴの脊椎骨数異常個体が50％という高頻度を示した原因はわからない。

脊椎骨数異常の原因として多くの場合，脊椎骨の合一と不完全分離があげられるが，これらは一般に先天的あるいは発生時の環境不良という半先天的なものと考えられている。これ

らについては SCHMIDT (1921), FORD (1933・1937), 雨宮・田村 (1941) および板沢 (1954) が各種の魚について報告している。彼らは著者がマアナゴで観察したような外傷による尾端の欠失・再生について記載していない。脊椎骨の異常例については HOFER (1940), PLEHN (1924) などの魚病学者が記載している。

魚類の尾端の再生は実験形態学的にもよく研究され，欠失により末端になった脊椎骨が著しい形態変化をして尾部棒状骨になる場合とこれにならない場合とがある。前者の例として DUNCKER (1907) がある種のヨウジウオで末端脊椎骨と新生尾鰭条の間に尾部棒状骨が新生したという報告がある。著者は尾部棒状骨が新生したのでなく，脊椎骨が変形して再生したものと推定している。岡田・森 (1948) がメダカやドジョウで観察した事実（末端脊椎骨やその付属枝骨に新生尾鰭条が直接連絡する）はこの考え方を支持する。

著者がマアナゴやクロアナゴを観察した結果，尾部棒状骨は広義の新生* をしていると考えられた。すなわち，外傷後の末端脊椎骨が非常に長い時間かけて，かんまんな形態変化をしながら尾部棒状骨と下尾軸骨の形態をととのえるのであって，クロアナゴではこの形態の転化過程にある個体が見いだされている。尾端部が再生したものは欠失の位置，外傷をうけた時期（成長期あるいは年級など）などにより，再生の速度や尾部長などの補償に差が見られるのであろう。しかし，一般に再生が完了した個体では尾部長が正常のものに近い。それは多分欠失後の経過時間の長短に大きく左右されるものと思われる。岡田・森 (1948) によるドジョウ尾部の再生実験では，尾部棒状骨などが再生しなかった。この場合には種的相違ばかりでなく，欠失後の経過時間の不足や欠失部分の位置（ことに欠失部の再生力の生理的勾配）の差を考慮に入れるべきであろう。後述するように，マアナゴでは原始脊椎骨の形成と化骨の生理的勾配が尾端部において異常に高いことから考えて，尾部棒状骨に見られる広義の新生力は非常に強いと考えられる。

マアナゴの尾端部は原生尾に近い形態をしていて尾部棒状骨と下尾軸骨が非常に小さい。欠失した脊椎骨が多いときは尾部骨格が大きいから，その個体が過去に尾端を欠失したということがわかる。しかし尾端の 2・3 の脊椎骨が欠失し，再生が完成した個体では，尾端部の骨格の大きさや形態が正常のものと差がほとんどないために，過去に欠失したという証明ができない。そこで便宜上正常脊椎骨数の範囲を139～149に定めた。その理由は，1) 脊椎骨数 139 は多数例で t-分布の下限である。2) 伊勢湾産個体群の脊椎骨数が138以下の出現頻度は，各水揚地ごとに 0.6 %前後で安定している。3) 高年級の全長が大きい個体では下尾軸骨が観察しやすく，熊野灘産個体群では 138 以下の個体はいずれも尾端骨格が巨大であり，正常範囲内の個体には異常が見られなかった。

GÜNTHER (1862)—JORDAN (1915) の南低北高理論をマアナゴにあてはめるのは危険である。その理由として脊椎骨数の正常範囲が 139～149 で巾広いことがあげられる。また高井 (1959) のマアナゴ産卵場の推定や *C. vulgaris* が欧州産ウナギと同様に大西洋の深海であるという事実，あるいは SVERDRUP ら (1949) の赤道と極水域の水深 1,000*m* の温度差が周年を通じて2°C に過ぎないという記載から，脊椎骨数の変異の巾が産卵環境や産卵水域の緯度

* 外傷後の末端脊椎骨と新生尾鰭条との間に新らしく尾部棒状骨が形成される場合を狭義の新生と呼ぶ。これに対し，広義の新生はそれらのほかに末端脊椎骨が変形して尾部棒状骨に転化再生する場合をもふくむ。

の差に支配されているとは考えられない。著者は上述のように脊椎骨数の変異の巾が大きいのは，マアナゴの卵が浮遊卵であり，卵の油球の量の差，つまり，個々の卵の比重のちがいによってそれらの浮遊層が異なり，それが発生過程における脊椎骨数を決定する一時期の水温差として影響するのではないかと推定した。したがってマアナゴについては第一次系群*の存在を考える必要はないだろう。

伊勢湾産個体群の平均値の信頼限界にもとづいた月別・地域別の系群差は，危険率5％の場合に二・三のものの間に有意差が認められる。しかし危険率1％ではいずれも有意差がなく，同一系群といえる。伊勢湾産に月別・地域別の系群差があることが不自然なことであり，地域・月別の組合せは120通りであるから，危険率5％のときに6通りのものに不自然な結果が出る可能性がある。またこのように測定値の正常範囲の巾が広いとき調査個体数が少なければ，誤った結論を下す危険度が高いのは当然であろう。

一般に生物測定学では危険率5％が慣用され，相対誤差の危険率と平均値信頼限界の危険率が混同されている。生物測定には個体変異の巾と測定誤差が大きい場合が多く，これらが大きいほど相対誤差の危険率が高い。この危険率が高いほど信頼限界の危険率を低くしなければならない。それゆえ，マアナゴでは信頼限界の危険率に1％を用いた方がよいだろう。これらの考察により伊勢湾産のマアナゴは同一系群のものといえよう。

伊勢湾産・熊野灘産の両個体群の地域・月別の系群差は，危険率5％のときに2・3例の組合わせに見られるが，1％では有意差がない。中井ら（1938）はマイワシの成魚と未成魚の脊椎骨数をしらべ，後者には系群の特徴が認められるが，前者は魚の移動と回遊による系群の混合で特徴が失われると述べている。米津産（伊勢湾産）と熊野灘産の地域・月別の系群差は危険率が5％でも認められないが，地域別には5％で有意差があり，1％ではそれが認められない。この場合は伊勢湾個体群内における有意性の存在を別として，生息環境の著しく相違した多数例を処理した結果であることから危険率1％で有意でないからといって同系群であると断定するのも危険である。マアナゴの中には外洋性高かん度の小湾でも変態するし，亜深海底曳で1年級個体もとれることおよび伊勢湾産と熊野灘産の性別組成の相違などから外洋性高鹹度に直面する環境で変態するものと，伊勢湾で変態するものとの間に二次的系群差があり，熊野灘亜深海のものは両者の混合しているものかもしれない。これらの問題については熊野灘に面する尾鷲湾などで変態する個体群の多数例を研究しなければ結論は得られない。

Takagi・Kobayashi (1958) は東京湾マアナゴ80個体の脊椎骨数の平均値を求め144.78±0.44 (α=0.05) であると報告している。高井（1959）は本邦周辺の9地域からえたマアナゴについて，脊椎骨数の平均値から，その系群を論じている。彼の使用個体は地域別に最大10例，最少3例で合計71例である。著者の供試全個体の平均値は Takagi・Kobayashi (1958) のそれと一致し，高井（1959）による平均値よりはるかに高い値を示している。変異の巾は Takagi・Kobayashi (1958) は 140～148，高井（1959）は 138～145で，前者は著者の結果とほぼ一致している。高井は146以上の脊椎骨をもつ個体を1例も示していないが，Takagi

* 第一次系群とは発生時の環境条件によって決定される形質に基づきわけられた系群のことである。これに対して，孵化後の生態学的環境差に由来する形質でわけられた系群を第二次系群と呼ぶことにする。

らの結果から計算すると146以上の出現頻度は東京湾のものが30%，著者の結果では米津産32%，熊野灘産のものでも17%を示している。しかも高井（1959）の主張によれば，幼生の筋節数が，成魚の脊椎骨数より平均2個少ないと述べながら，筋節数の変異の巾は136～149としている。これにもとづいて脊椎骨数を逆算すると138～151となり，145が脊椎骨数の上限であるという記載と著しく相違する。

マアナゴの葉形幼生が熊野灘を経て伊勢湾に流れこんでくるころには，既に原始脊椎骨数が決定している。原始脊椎骨数と脊椎骨数は常に一致している。したがって成魚の産地と南低北高の理論は体節数に関する限り一致しないといえよう。

脊椎骨を腹と尾にわけてそれらの数をかぞえた例は少くない。雨宮ら(1933)はマイワシ，TESTER (1937) は2種類の herring, FORD (1937) は2種類の gadus, 板沢 (1954) はカタクチイワシについて報告している。マアナゴについては TAKAGI・KOBAYASHI (1958)と高井(1959)が報告している。彼らは腹椎と尾椎を形態的に区別している。しかし，著者は両者の境界を形態学的にはっきり区別できなかった。それは腹椎骨と尾椎骨との境界部の前後における形態変化が緩まんで区別することに主観が入り危険性が大きいからである。そこで両者の境界を脊椎骨以外の生物的形質で相対的に決めたのである。腎臓は脊椎骨に密着し，その末端の位置が安定しているから測定者の個人差が少なく，しかも腹椎をかぞえるのに便利である。この方法によってかぞえられた腹椎数（尾椎数）を“見かけの腹（尾）椎数”と名づける。この値は正常の腹（尾）椎数±a（見かけの定値）と一致するから測定者の個人差はなくなる。

伊勢湾産マアナゴと熊野灘産のそれとの間に腹椎数や尾椎数の上で系群差が全く見られない。TAKAGI・KOBAYASHI (1958) の東京湾産個体群および高井（1959）の全国各地のそれらは，腹椎算定の基準が違うので，正確に比較することができないが，腹椎数において著者の方が a≒3 (伊勢湾，2.90；熊野灘産，2.78) だけ多い。また腹椎数の変異の巾においても上限・下限が共に3個多い。また，尾端部脊椎骨の欠失が腹椎骨数に全く影響しないし，“見かけの腹椎骨数”の変異の巾は狭く安定している。欠失の影響は尾椎にのみにあらわれる。それゆえ，今後系群を検出するときに，魚種によっては（変異が大きい）全脊椎骨数よりも“見かけの腹椎数”について系群の検定をした方が正しい結論がえられるだろう。なお，TAKAGI・KOBAYASHI (1958) による東京湾産マアナゴの腹椎数50～52の出現頻度は91.25%，著者の伊勢湾産および熊野灘産個体群では53～55のそれが94%と96.7%で，腹椎数の90%以上が出現する範囲の上限と下限が TAKAGI らと著者の結果ではともに3個の差が見られる。その点でも a≒3 であることは間違いない。

尾端を欠失再生した熊野灘産の2個体と，ほぼ同じ全長の2正常個体の比較結果からわかるように，腹椎数や体形は安定している。欠失により尾椎数だけが変動するのであって，再生の完了した個体では，後述の全長と尾部長の相対関係が正常個体と同じである。これは尾端欠失後，時間の経過とともに尾椎骨の一つ一つが体の平行を保つために伸長し，また尾鰭条が同様に伸長して数の少ない尾椎骨で正常の尾部長を維持しようとするためと考えられる。広義の新生をした尾部棒状骨や下尾軸骨の大きさは，欠失後の末端尾椎骨の大きさに関係があるらしい。尾端部骨格の大きさと尾鰭条の長さとも関係あるらしい。これらのことから，著者は“尾端欠失個体は補償成長によって尾係数が正常個体のそれに近づこうとする”

という補償則を見出した。

清水（1957）は尾係数が分類学上重要であって，これを分類学に用いるときには個体の均一性などを考慮すべきであると述べているが改めて相対成長のところで述べる通り，ある場合には複雑な条件を考える必要がない。

原始脊椎骨にカルシウム塩が沈着して脊椎骨が完成することは Weichert (1951) も述べているし，Kyle (1927) も詳しい説明をしている。この点については後述する。

幼生の体節構造として，原始脊椎骨 (ST)・脊髄神経節 (SG)・筋節 (MT)・脊索小室 (NA) があり，20個体からそれぞれの平均値を求め，また成魚の脊椎骨数 (TV) の平均値との関係を見ると (MT-1)≒SG≒TV≒½{NA＋(2～4)} のような関係式が成立する。この関係式はマアナゴの体節構造に一つの規則性があることを示している。体節構造の数と水温（体節数決定時期の）との関係は，この点からも非常に重要である。

脊索小室の大きさは，原始脊椎骨の変態期における化骨の程度と負の相関性がある。しかし，原始脊椎骨の化骨の進行していない部分の脊索小室は原始脊椎骨の位置に無関係である。このことから原始脊椎骨は脊索を鞘状に包んでいると考えることができる。

マアナゴの葉形幼生の筋節数は研究者により相違し，内田（1932）は 139～144，のちに (1947) 140～147，高井（1959）は136～149，著者は 142～150 とした。その平均値は高井によると 141.28，著者は 145.34 である。Schmidt (1909) は *Anguilla vulgaris* について，Jespersen (1942) は印度洋産ウナギについて葉形幼生の筋節数が成魚の脊椎骨数よりも 1～2 多いことを指摘している。マアナゴでは高井が約 2 少ないと述べているが，著者の結果では平均 1 多い。

葉形幼生の種の同定には尾端部の形態や頭部の形質が参考になるが，体節数が最も重要視されている。現在まで体節数の代表的なものは筋節であったが，著者の KOH-グリセリン・アルコール・アリザリンレッド S 染色を用いて原始脊椎骨数をかぞえた方が正確な結果が得られる。筋節数は同一個体について 3 度かえてもかぞえるたびに結果がちがうことも珍らしくない。ことに頭部に近い部分と尾端部での観察がしにくい。

Ford (1931) は *Anguilla vulgaris* の葉形幼生について肛門の位置の変化と，体の各部分における筋節数の変化とをしらべている。高井（1959）はマアナゴについて同様の観察をしているが，材料の全長範囲と測定部分について著者と同じでないから，両者の結果を比較することができない。著者の結果から全長と脊鰭・臀鰭の前端間における筋節数と，全長と脊鰭前端より前方の筋節数の相対変化に関して幼生の伸長期における α の値がともにほぼ同じであり，全長の伸長にかかわらず筋節数が減少している。このような傾向の一致が見られる理由は不明であるが，供試材料の全長範囲が最大全長（幼生としての）に近いために見られたものであろう。最大全長に達したのちは後者の関係を $|\alpha|$ について見ると伸長期のそれに近い値を示している。これは全長が短かくなるのと筋節数の減少とが，伸長期の減少率にひきつづいていることを示すと考えられる。変態期における前者の相関々係では，全長の縮まりにもかかわらず筋節数が多少増加する傾向が見られるが，これは変態期における脊鰭と臀鰭の前進がほとんど平行的に行なわれていることを示している。著者はこの傾向をしらべるにあたって対数グラフを用いなかった。それは全長範囲が狭いからであり，もし，全長範囲がこれよりも広ければ等間隔目盛のグラフ上では点のちらばりはほう物線に近いであろ

う。

第3項　葉形幼生の同定

高井（1959）がマアナゴの葉形幼生として実験材料に用いている幼若な個体は，著者も伊勢湾内で多数採集している。この葉形幼生はマアナゴかそれともそれに近縁なものと考えらる。既に述べた通り種の同定ができなかったし，研究当初から同種同系群とは思えなかったので供試材料から除外したものである。

この種名不明の個体群はマアナゴと異種か，同種異系群ないしは同種同系群のいづれかであるが，次の考察から後者ではないと考えられる。すなわち，体巾・体高・頭長が同じ全長のマアナゴの伸長期幼生にくらべて小さい値であり，体全体がせん弱である。また葉形幼生の月別組成から見て，マアナゴの幼生がとれなくなった後も採集される。原始脊椎骨数はすでに決定しているが，その変異の巾や平均値がマアナゴのそれらより著しく低い。伊勢湾でとれている *Conger* 属の魚に *C. japonica* があるが，成魚の脊椎骨数から考えて *C. japonica* とは考えられない。また伊勢湾産マアナゴの全脊椎骨数の変異の巾や平均値から，その系群は単一と考えてよいから，種不明の幼生がマアナゴでないという可能性もある。内田(1932)も述べているように，幼若な伸長期幼生を変態させることは困難であるし，変態期幼生が採集できないことから飼育実験は容易でない。さらに変態期幼生がとれないということは：1)著者の採集範囲外で変態が行われている。2)採集しているが最大全長前後における微妙で急激な体形の変化のために気がついていないのではないか。3)葉形幼生として変態する上に必要な体形（成長）に達していないのに，汽水環境に入ってしまって正常な成長や変態をすることができなくなり変態期に入る前か変態期中に斃死するのではないか。1)については確証がなく，2)は体節数から考えて可能性が少ない。3)は可能性が最も大きいが証拠があげられていない。

このような考察結果から本個体群はマアナゴと同種異系群で，成魚になることができないものという可能性が最も大きい。高井（1959）の用いた材料が著者の用いなかった個体群と多分一致するだろうという理由は，彼の Tab. 150 において5月に 90～120*mm* の伸長期幼生が80％を占めているにもかかわらず，130～100*mm* までの変態期幼生が0％，100～70*mm* の変態期幼生が20％を占めていることである。この断層の存在は著者の場合に一致している。また高井の報告した筋節数の変異の巾にたいする疑問も，2個体群が混在していると仮定すれば容易に解決される。

第4項　全長組成と年級査定

マアナゴの幼生の月別全長組成は，幼生の最大全長時の前後における複雑さ，変態末期の個体が採集しにくく，しかも生態学的に葉形幼生と異なることなどから，統計的調査が困難であったので，飼育実験，幼生の月別出現状態の概要および著者自身の採集経験などから，4～5月が変態完了の最盛期であろうと考えた。その証拠として稚魚および Stage AP-Ⅰ の成魚がこの時期に多くとれることがあげられる。

成魚の成長組成については Okada・Suzuki (1956)，富山(1956)，高井(1959)，伊佐(1960)などの報告がある。Okada・Suzuki (1956) は水揚地別・月別全長組成をしらべ，さらに彼ら

(1958)は全長と年令との関係についても述べている。この一連の研究で伊勢湾産マアナゴはその年の春に変態した群と前年に変態したものからなっていると述べている。高井(1959)は周防灘の内湾群と沖合の群とを比較し，前者は一般に全長が短かく，その最も出現頻度の高い全長範囲は 20.0～30.0 *cm* であると記載している。伊佐（1960）は備讃瀬戸のマアナゴが 8月には 75*mm* 翌年 5月には 110*mm*, 7月には 125*mm* となり，全長組成の上で 120*mm* 以上に二つの群があることから，ここのマアナゴには 3 年級まであると述べている。著者の結果は OKADA・SUZUKI (1956・1958) の結果とほぼ一致する。つまり全長組成の上で 2 群が見いだされ，変態した年に越冬し，ほとんどの個体は翌年の秋に深部に移動すると考えられる。伊佐（1960）は全長 120*mm* になるまでに 1 年かかると述べているが，著者の例では始めの 1 年間に全長は 150～220*mm* 伸長する。そして全長の伸長は春秋に著しいが，第 2 年目の秋にはそれほど顕著でない。その理由として，この年級の個体が湾口などにむかって移動を始めること，およびそのときに全長の伸長が著しいものほど早い時期に移動する可能性があることなどがあげられる。また高井（1949）は周防灘内湾マアナゴの全長組成と年令組成が非常に複雑であることを示しているが，それは伊勢湾の地理的性格とくらべて周防灘では内湾と沖合がいたるところで接触しているためと考えられる。

成魚の耳石・脊椎骨・鰓蓋骨・鰭条などでは，それらの成長線が年輪構造をあらわすので，これらが年令形質として利用される。また連続的な採集による全長組成や，生殖腺の発達状態も年級群の検出にやくだつ。しかし，これらの方法はそれぞれ一長一短あって一つの方法だけにたよることは危険である。年令形質として最も信頼できる耳石でさえも，年級査定が困難な場合が少なくないし，各種の形質について相対的な比較をしてはじめて年級査定が可能になる。

高井（1959）が記載している耳石の第 1 輪は稚魚期に形成され，しかも個体によってはその輪かくも一定しないし，その外側の巾狭い不透明帯層のつぎに巾広い夏輪の形成が見られるから，これを年級基準にするべきであろう。上述の巾狭い不透明帯層はしばしば不規則であり，高年級の個体では消失しかけている例も見られるが，完全に消失することはない。したがって高井 (1959) の r_2 になる以前のものが 0 年級魚といえる。彼の年級別成長度に関する記載も 1 年級低く考えれば，著者の全長組成から見た成長度と大差ないことになる。1・2 年級の年輪と疑年輪は，その出現する季節の成長（伸長・増肉）などと関係しているし，後述の相対成長でしばしば見られる波状相対成長と関連づけることができる。

熊野灘産マアナゴの年級組成は採集回数と個体数の不足，および年級を正確に査定することができた個体が少ないので考察できない。

マアナゴの耳石の成長にはグラフ (Fig. 12) からもわかるように Lee 現象 (LEE, 1912・1913) が認められる。これは高年級の耳石の長径が，それよりも年級の低い個体の耳石長径より短かいことからも容易に想像できる。 Lee の現象の原因につい ROBERTSON (1936) は sprat の鱗からつぎのように考察している。鱗の年輪の計算全長から推して若年魚で漁獲されやすいものは成長のよい個体であり，若年期に成長不良だったものが，高令魚で漁獲される傾向がある。マアナゴにおいて耳石により彼の主張を反論すると，Lee 現象は生物学的なものであって，その主な原因として疎構造の不透明帯が年月の経過とともにち密になって透明帯化し年輪間の巾が高年級なものほど狭くなるからである。その証拠として稚魚期と第 1

透明帯の間に見られる数条の不透明輪が高年級になるほど巾狭くなっていることがあげられる。

著者が入手した最高年級魚は雌では8年級，雄では3年級である。高年級の個体にはしばしば生殖孔が開口していたり，その周辺に充血が見られるが，耳石には産卵記号がないし，卵囊の状態も過去に産卵が行なわれなかったことを示している。耳石に産卵記号がないことは高井（1959）も認めている。

年級と全長組成の関係は直線的であるか，それとも特定の曲線であるか現在のところわからない。それは熊野灘産の個体数が少なく，その採集回数が不足していたためである。また，伊勢湾産と熊野灘産の1•2年級魚をくらべると，後者の採集期が後半年にあるため，その全長も前者のそれより大きい傾向がある。さきに述べたように熊野灘産個体群にたいして多くの疑問が解決されていないので，年級と全長組成の関係を考察することができない。ただ，深海では水温の四季的変化が少ないにもかかわらず年輪が形成されているという事実は，浅海の水温変化の著しい環境における生理的•生態的周年変化が深海でもくりかえされていることを暗示している。

第5項 性比と生殖腺

魚類の性比についての報告は多く，一般にその比はほぼ1対1である。Kinoshita (1936) はタイ科魚類(*Sparus* (=*Milio*) *longipinis*) などが規則的な性の転換を行うと報告している。ウナギ目魚類では両性個体について Ercolani (1871•1872 a•b), Nardo (1871) などの報告があるが，タイ科魚類のような例は知られていない。Grassi (1919) は *Anguilla vulgaris* の幼若な時期に一時的間性期間があると述べ，松井（1952）もこの現象を *A. japonica* について認めている。

ウナギ目の性別組成に関して Hermes (1880) の *A. vulgaris* についての報告がある。それによると雄は河口の汽水域に分布し，雌は上流の淡水域に生息するという。それ以後性比と環境との間に関係があることが確認されている。日本産ウナギでは丸川（1916）や松井（1952）がこのような関係を認めていない。

マアナゴについて，高井（1959）は年級により性比が変わり，5年級（著者の4年級）では雄が見られないと述べている。著者は伊勢湾産個体のほとんどが性的に未分化かまたは性的に分化しはじめた状態であって，性別判定可能な個体の6.3％が雄であると述べたが，高井（1959）は2年級（？）の雄が16.8％の低出現率であると報告している。熊野灘産個体の雄の出現率を年級別に見ると，1•2年級では伊勢湾産のものよりもその出現率が高い。高井（1959）は3年級（？）の約50％が雄であることを指摘し，大滝（1955）がハモ(*Muraenesox cincreus*)について報告しているように，マアナゴでも雌雄の生息範囲が季節や年級により相違するのではないかと推論している。著者も高井（1959）や大滝（1955）の推論はありうることと思うが，むしろ Hermes（1880）のいうような環境と性比との関係（雌性化には淡水の影響を必要とする）があって，変態の完了した直後のある時期の環境要因によって性が決定されるのではないかと推定している。なお，雄の先熟は疑いない事実である。

Farran (1938) は魚類の生殖腺の熟度を数値で示す方法を考案し，久保•吉原 (1957) は彼の方法を有意義であると認めたが，不適切な点があることを指摘している。マアナゴでは

生殖腺重量の対数値と年級の間にほぼ直線的な関係があると推測されるが，卵径の対数値と年級との間にはそのような関係を推測することができなかった。マアナゴなどのように10年前後の才月を経て1回の産卵しかしない魚は少ない。それ故に卵径や生殖腺重量から年級を査定することはほとんど行なわれていない。しかし，これらの形質は年級を査定する上で有意義であると思われる。著者の観察では6年級前後の個体以外からは二次卵のようなものが見られない。高井（1959）はこれを二次卵と述べているが，正しい意味で二次卵とはいえないし，その点はまだよくわからない。このような例を除けば，卵径は個体ごとにほとんど一定している。多くの研究者はウナギの生殖腺が一時に成熟し，同時に全卵を放卵すると考察し，高井（1959）はマアナゴも同じであろうと推定している。著者も生殖腺の発達と形状から同じ意見をもっている。

第6項 飼育実験

飼育実験において変態期間の日数は，水温・生態的環境・飼育密度および使用個体の成長の程度によって相違すると考えられるが，それら以上に変態期の開始と終了の定義によって大きな差がある。たとえば内田（1932）と著者とは既に述べた通り定義上の差があるし，高井（1959）の定義は一定していない。したがって著者の結果を過去の報告と対比することができない。著者の実験では変態期間が他の研究者よりも長いが，これは実験中の一時的環境不良が原因でないかと推定している。また変態完了時の全長が天然個体のそれよりも一般に大型なのは，幼生としての最大全長に近い（130*mm*前後）個体を材料に用いたために生じたと考えられる。つまり，変態完了した最小形の大きさに差があるのは，葉形幼生の最大全長の個体差（材料のえらび方）に支配されているためと思われる。

変態完了時における平均全長は73.6*mm*で高井（1959）のそれより多少大きい。成魚の形質をあらわすまでに4～7日かかり，このときの平均全長は82.6*mm*である。この全長は内田(1932)の変態完了のときの全長や高井（1959）が成魚の形質をあらわした材料の平均全長の値と一致している。高井（1959）の報告によると全長82*mm*になるのに10日を要し，しかも変態後4日間で81.1±1.8*mm*に達し，6日間はほとんど全長に変化がない。

高井（1959）は変態完了前に摂餌行動がないと述べているが，著者は完了末期の個体の中に摂餌するものを観察した。この観察上の差は変態完了の定義が同一であっても取りあつかい上に差があるためかもしれない。

要　約（第1章）

1) 伊勢湾および熊野灘水域のマアナゴ *Conger myriaster* (Brevoort) について生態学的研究を行なった。

2) 採集の実例からマアナゴは生息環境にたいして適応する力が大きいことがわかった。

3) 成長区分に関しては相対成長・形態・生態などの不特定の要因により，幼生を7期（葉形幼生4期・シラス幼生3期），稚魚を1期，成魚を6期（最終の1期の個体はまだ採集されていない）にわけた。

4) 成魚の脊椎骨数の変異は尾端部の欠失再生をしたものを含めて123～149で，正常な変異の巾は139～149と推定した。その平均値は144.76±0.09 (α=0.01) である。

5) 系群の識別は脊椎骨数の平均値と危険率1%および5%のときのその信頼限界によって地域・月別，地域別に行なった。伊勢湾個体群はすべて同一系群と伊勢湾個体群とは同じ第一次系群であると推定されるが，第二次系群として同一かどうかわからない。系群の識別には（全）脊椎骨数よりも，腹椎数を用いた方がよいと思われた。

6) 尾端部欠失個体の出現率（平均0.6%）と，尾端部骨格の再生について考察し，そのような個体の補償作用について論じた。

7) KOH−グリセリン・アルコール・アリザリンレッドS染色で原始脊椎骨を染色し，成魚の脊椎骨数(TV)・幼生の原始脊椎骨数(ST)・脊髄神経節数(SG)・筋節数(MT)および脊索小室数(NA)の間に $(MT\text{-}1) \fallingdotseq SG \fallingdotseq TV = ST \fallingdotseq 1/2\{NA + (2\sim4)\}$ なる関係式が成り立つことを確かめた。

8) 最大全長前後の葉形幼生の全長と，脊鰭前端より前方の筋節数，全長と脊臀両鰭間の筋節数の関係を計算により直線式であらわして考察した。

9) マアナゴの葉形幼生に似ている幼若な幼生について月別出現状態や体形の相違をしらべた結果，著者の用いたマアナゴの葉形幼生と体節数の変異の巾が異なり，同系群でないことがわかった。しかし両者が同種異系群か異種かは断定できなかった。

10) 伊勢湾産マアナゴの月別全長組成から全長は春秋に著しく伸長することがわかった。また2年級の秋から冬にかけて湾口などに移行することも推定された。

11) 熊野灘産個体については採集回数と個体数の不足で，月別あるいは年級別全長組成をしらべることができなかった。年級と全長の変異の巾について考察した。

12) 幼生には年令形質が認められない。成魚の年令形質として耳石が最もよいが，耳石の年輪から年級を判読するのが困難な場合も少なくない。鰓蓋骨や脊椎骨などの年輪，全長組成および生殖腺の重量や発達状態も年級を決定するときの重要な形質である。

13) 耳石の構造から耳石核はシラス幼生のときに形成され，夏輪（透明帯）が年輪で，冬輪は疑年輪である。

14) 耳石の透明帯形成期と全長の伸長がおそい時期と一致する。

15) マアナゴの耳石には産卵記号がなく，熊野灘で採集した最高年級魚は8年級の雌であり，雄は最高3年級であった。

16) 耳石には Lee 現象があり，その原因は不透明帯のち密化すなわち透明帯化であろうと推定した。

17) 全長300*mm*以下の個体の生殖腺は肉眼や低倍率の検鏡で性別判定できない。全長300*mm* 以上の伊勢湾産個体では，雄の出現頻度が熊野灘産1・2年級のそれにくらべて著しく低い。このことから雌雄の季節的別行動，第二次系群の有無あるいは性分化などについて考察した。

18) 生殖腺重量と年級の間には直線的関係があると推定されたが，卵径と年級との間にはそのような関係がないらしい。

19) 卵細胞の熟度について観察し，卵黄物質や油球の状態が年級により一定していることを確かめた。また，マアナゴには正しい意味で二次卵というべきものがない。

20) 卵径は個体毎にほとんど一定し，卵嚢の位置による差がない。産卵時には全卵が一時に放卵されると推定される。

21）葉形幼生の飼育実験の結果から，葉形幼生の最大全長前後から変態完了まで23～31日かかった。また稚魚期間は4～7日である。変態完了のときの全長は72～76*mm*でその平均は73.6*mm*，成魚の形質をそなえるときの全長は79～86*mm*でその平均は82.6*mm*である。シラス幼生末期の個体に摂餌行動が見られた。

第2章 相対成長の研究

相対成長は時間という考えからはなれて体の特定な部分の長さ――一般に体長――とこれに相対するある部分の長さの変量の相関々係を意味し，絶対成長のような時系列の意義をもっていない。

成長系における2部位の実測値を X, Y とすれば $Y=BX^{\alpha}$ の関係があることは Snell (1892)以来経験的に認められ，魚類でこの関係を対数グラフ上に示したものは Clark (1928)である。彼は *Sardinops caerulea* の体長と体重の間に直線的関係があることを見いだし，α の値が3.15であることを報告している。X, Y, B のそれぞれの対数値を x, y, b とすると上記の式は $y=\alpha x+b$ となり，x と y は対数グラフ上で直線上に回帰する。この式をアロメトリー式または Huxley の相対成長式という。この関係式は Huxley (1932)，Teissier (1934)，および Huxley・Teissier (1936) によりよく研究され，α は相対成長系数，b は原始成長指数と呼ばれている。

マアナゴの相対成長を研究した例は少なく，Okada・Suzuki (1956・1958) が全長・体重関係と全長・耳石短半径関係を，高井 (1959) が全長・体の各部分長あるいは体重関係を，伊佐 (1960) が2・3の部分長について記述しているにすぎない。彼らのうちで対数グラフを用い，しかも Huxley の式を計算により求めたのは Okada・Suzuki (1956・1958) および高井 (1959)だけである。高井 (1959) が等間隔目盛であらわしたグラフは成長期（変態期）ごとにグラフを区別し，さらにグラフの規模（目盛の巾）がことなるために連続的な変化を推定することができない。

著者はここでマアナゴの変態をふくめて相対成長により成長現象を究明することにつとめた。なお，葉形幼生の最大全長前後とシラス幼生期の相対成長グラフは，非常に複雑な点のちらばりをしているので，前者については Spearmann の順位相関を用いて個体の成長順位をしらべて相対成長の変化の経過を追跡し，後者については解剖学的な処見にもとづいて変化過程をしらべた。さらに，材料および方法のところで α の大きさとその意義，有意性検定についての予備的考察の2項目をもうけて著者の主張をのべた。

第1節 材料および方法

第1項 相対成長

供試材料は1954年から1955年にかけて伊勢湾で採集したマアナゴ (*Conger myriaster* (Brevoort)) の葉形幼生・シラス幼生・稚魚・成魚および1958年から1959年にかけて熊野灘で採集した亜深海産の成魚である。伊勢湾産個体群と熊野灘産個体群は，第二次系群として区別すべきか否か結論が出ていないが，高年級の大きな個体は伊勢湾内でほとんど入手する見込がないので，系群の異同を問わずに測定材料として用いた。

使用個体はすべて10%ホルマリン水で固定し，測定は Fig. 16-b と Tab. 20に示す部分に

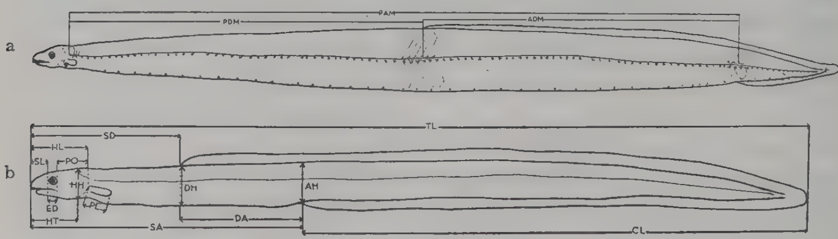


Fig. 16. Explanation of measuring and counting of body parts in studying their growth relative to the entire body. For abbreviations in the larva (a) refer to Table 4 and for those in the adult (b) to Table 20.

Table 20. List of abbreviations and the parts measured in the study of relative growth.

Abbrev.	Items and Measurements	Units
TL	Total length … Distance from the tip of snout to the end of caudal fin.	1mm.
BW	Body weight.	Nos. 1–180 : 0. 1g. Others : 1g.
DH	Dorsal hight … Vertical distance through the body at the origin of dorsal fin.	Nos. 1–193 : 0. 1mm. Others : 1mm.
AH	Anal hight … Vertical distance through the body at the origin of anal fin.	Do.
DW	Dorsal width…Horizontal distance through the body at the origin of dorsal fin.	Do.
AW	Anal width … Horizontal distance through the body at the origin of anal fin.	Do.
HL	Head length … Distance from the tip of snout to the posterior most margin of operculum.	Do.
SL	Snout length … Distance from the tip of snout to the anterior edge of eye.	Do.
ED	Eye diameter…Antero-posterior diameter of the eye-ball.	Do.
PO	Post orbital…Distance from the posterior edge of eye to the posterior most margin of operculum.	Do.
DA	Dorsal to anal … Distance from the origin of dorsal fin to that of anal fin.	Nos. 1–150 : 0. 5 or 1 mm. Others : 1mm.
SD	Snout to dorsal … Distance from the tip of snout to the origin of dorsal fin.	Do.
SA	Snout to anal… Distance from the tip of snout to the origin of anal fin.	Do.
CL	Caudal length… Distance from the origin of anal fin to the posterior most margin of caudal fin.	Do.
PL	Pectral length… Distance from the insertion of pect-ral fin to the tip of longest ray.	Nos. 1–193 : 0. 1mm. Others : 1mm.
OD	Otolith diameter … Antero-posterior diameter.	0. 1mm.
HA	Head angle (HH/HT) … Vertical distance through the T-crossed sensory canal at the top of head per longitudinal distance from the tip of snout to the T-crossed part of head.	1mm./1mm.

Table 21. Effect of the fixative on the larvae of *Conger myriaster* represented by the relation between the concentration of the formalin and the rate of shrinkage (%) in total length. Upper row, range; lower row, average. 24 hrs. after fixation, at room temperature.

Stage	N	Formalin concentration			
		5%	10%	20%	30%
Leptocephalus larva III	10	2.35—4.54 (3.49)	7.36—10.61 (8.23)	10.82—17.99 (14.71)	18.27—27.55 (22.00)
Shirasu larva	10	0.95—1.70 (1.44)	4.74—7.09 (5.87)	7.75—10.21 (8.72)	10.78—15.66 (12.39)

ついて行なった。測定した個体数は 255 で，その実測値は Ad. Tab. 3（耳石は Ad. Tab. 5）に示した。なお，ホルマリン固定が全長の収縮に及ぼす影響についてしらべたが（Tab. 21），研究は実測値について行なった*。

全長を X, 他の部位の実測値を Y とし，それぞれの対数値を $xi\alpha, yi\alpha$ で示し，小数点以下5位まで求めた。これを対数グラフ上にプロットし，幼生は◯，伊勢湾産の稚魚と成魚は●，熊野灘産成魚の雌は○，雄は●であらわした。このグラフの点のちらばり方にもとづいて，直線回帰が考えられる幾通りもの個体範囲に対して，以下に述べる計算方法で相対成長式を求めた。

計算は $xi\alpha$ と $yi\alpha$ から $xi\alpha^2, yi\alpha^2, xi\alpha\cdot yi\alpha$ を求め，さらに

$\sum_{\alpha=1}^{Ni} xi\alpha, \sum_{\alpha=1}^{Ni} yi\alpha, \sum_{\alpha=1}^{Ni} xi\alpha^2, \sum_{\alpha=1}^{Ni} yi\alpha^2$ および $\sum_{\alpha=1}^{Ni} xi\alpha\cdot yi\alpha$ を算出した。これらの値から $\bar{x}$, $\bar{y}$, $Ni\,\bar{x}^2$ および $Ni\bar{x}\cdot\bar{y}$ を求め，(1)式に代入して α を求め，この α を(2)式に代入して b を求めた。このようにして得られた α と b を Huxley の相対成長式にあてはめて直線回帰式を得た。

$$\alpha = \frac{\sum_{\alpha=1}^{Ni} xi\alpha - Ni\,\bar{x}\cdot\bar{y}}{\sum_{\alpha=1}^{Ni} xi\alpha^2 - Ni\,\bar{x}^2} \quad \cdots\cdots\cdots\cdots (1)$$

$$b = \bar{y} - \alpha\bar{x} \quad \cdots\cdots\cdots\cdots (2)$$

α の値が非常に大きいと推定されるときには先ず $x=\alpha' y+b'$ を求め，$y=\alpha x+b$ におきかえると正確な α と b が得られる。このとき $\alpha=1/\alpha', b=b'/\alpha'$ である。

このようにして求められた計算式はグラフ上に直線であらわされ，計算式を示す番号（Ad. Tabs. 1•2）を記入した。グラフ上のアラビヤ数字はその主要なものであり，イタリック数字は小さな全長範囲の相対成長式を示す番号である。

変曲点は交叉する2直線の相対成長式から求められ（Tabs. 25•26），その記号としてA・B

* 正確に相対成長を研究するためにはなるべく生時のままの状態で長さを計測しなければならない。実際にはそのようなことが不可能だから固定の影響をしらべ，測定値を補正すればよい。マアナゴの成魚にはそのような補正が可能かもしれないが，幼生では成長・変態の時期によりその変動が大きく，このような試みは不可能である。

・C……が用いられた。

なお，相対成長式について伊藤(1951)の方法により傾斜の差と位置の差について有意性の検定を行なったが，本報告ではその結果について述べない。その理由は第2章第2節で詳しく述べる。

第2項　葉形幼生の成長順位

採集した葉形幼生の標本測定結果や相対成長グラフから，どれが伸長期幼生であるか，また変態期幼生であるかを見わけることは困難である。それは最大全長の個体差と，そのときの部分長の個体差が複雑に組み合わさっているためである。したがって多くの相対成長はグラフを参考にして，相対成長曲線を類推することでさえむつかしいのは当然である。その例として，BW/TL (体重/全長)・DH/TL(背鰭前端基部における体高/全長)・AH/TL(臀鰭前端基部における体高/全長)・SL/TL(吻長/全長) ED/TL (眼径/全長) などがあげられる(Figs. 48～61)。しかし，これらのグラフ上のプロットに個体番号を記入すると HL/TL (頭長/全長)・PO/TL(眼後頭部長/全長)・SD/TL (吻端から背鰭前端までの長さ/全長)・SA/TL(吻端から臀鰭前端までの長さ/全長)・CL/TL(尾長/全長)・PL/TL(胸鰭長/全長) などには，プロットの配置に一連の類似性や共通性が認められる。これらの全長にたいする部分長の関係を示すグラフの中で，傾斜角の異なる二つ以上の測定部位を組み合わせて減乗除算した。すなわち，相対成長の研究に用いた葉形幼生46個体のうち体形から最も幼若であると断定できる *No.* 1 と *No.* 2 の2個体をのぞく44個体について，個体ごとに TL/CL (全長/尾長)・SA/HL (吻端から臀鰭前端までの長さ/頭長)・(SA-HL)/CL (腹長/尾長)・AH×CL (臀鰭前端における体高×尾長)・DH/AH (背鰭前端における体高/臀鰭前端における体高)・PL/CL(胸鰭長/尾長)・DH/CL(背鰭前端におけ体高/尾長)・PO/CL(眼後頭部長/尾長)の値を計算し，その値の大きさによって1から44までの順位を各項目ごとにあたえると，個体ごとに番号の共通性が見られる。上記の8相関値のうち後4者は前4者にくらべて順位のちがいが比較的大きいので除外した。これら前4者が生物学的に信頼できると考えられる根拠はつぎの通りである。

TL/CL：最大全長前後において，全長が伸縮するのにかかわらず尾部は著しく伸長し，シラス幼生になってはじめて尾部は短かくなる。このことから TL/CL の値は個体の全長変異に無関係に小さくなる。したがって成長順位をしらべる際に信頼できる値といえる。

SA/HL：吻端から臀鰭前端までの長さが伸長期幼生では多少増加し，最大全長に近づくと減少しはじめ，変態期になると著しく減少する。しかし，頭長は伸長期に多少増加しながら最大長に達し，その後も増加をつづける。そのために最大全長に達する以前の個体の SA/HL の値はあまり信頼できないが，その後の SA/HL の値の大小が示す成長順位は非常に信頼できるものといえる。

(SA-HL)/CL：軀幹部長と尾部長の比であって，吻端から臀鰭前端までの長さが前述のように1時期を除いて短かくなる傾向があり，頭長は伸長する傾向がある。したがって SA/CL よりも (SA-HL)/CL の値が成長順位をよく示す。

AH×CL：尾部長は体の伸縮にかかわらず増加し，臀鰭前端における体高も尾部長の伸長につれて増加する。この増加は体高そのものの増大と，幼生の体形にもとづく臀鰭前端の

Table 22. Data on leptocephali calculated after Spearmann's rank-correlation method with reference to their ranks and growth stages. M. V., calculated value; G. R., rank of growth; G. S., stage.

NO	TL	TL/CL		SA/HL		(SA-HL)/CL		AHxCL		Total of G. R.		G. S.
		M. V.	G. R.	M. V.	G. R.	M. V.	G. R.	M. V.	G. R.		G. R.	
3	110	2.156	41	6.78	41	0.986	41	510.0	41	164	41	IV
4	113	1.982	43	6.51	42	0.832	42	615.6	43	170	42	IV
5	114	1.932	44	6.11	44	0.780	44	572.3	42	174	44	IV
6	115	2.396	40	7.88	40	1.219	40	480.0	40	160	40	IV
7	116	10.545	1	15.67	8	8.937	1	77.0	1	11	1	II
8	116	5.524	19	13.57	21	4.191	19	178.5	18	77	19	II
9	116	3.412	33	9.65	38	2.162	34	323.0	26	131	33	IV
10	117	8.357	5	16.35	5	6.907	5	88.2	2	17	3.5	II
11	117	1.983	42	6.44	43	0.831	42	619.5	44	171	43	IV
12	117	4.179	28	10.85	33	2.886	28	224.0	21	110	28	III
13	118	5.900	17	14.00	18	4.650	16	160.0	15	66	17	II
14	118	7.375	12	14.57	15	5.938	11	120.0	9	47	13	II
15	118	9.077	3	16.67	2	7.592	3	101.4	5	13	2	II
16	119	3.400	34	10.24	36	2.166	32.5	350.0	30.5	133	34	IV
17	119	3.967	30	11.71	30	2.713	30	381.0	34.5	124.5	31	III
18	119	3.051	37	10.00	37	1.846	37	436.8	37	148	37	IV
19	120	2.857	38	9.18	39	1.655	38	441.0	38	153	39	IV
20	120	7.500	10.5	15.29	10.5	6.075	10	124.8	11	42	12	II
21	120	4.286	25	12.78	27	3.029	25	252.0	22.5	99.5	24	III
22	120	7.500	10.5	16.51	3	6.106	9	96.0	3	25.5	6	II
23	120	3.750	32	11.58	31	2.166	32.5	377.6	33	128.5	32	IV
24	121	7.563	8.5	15.44	9	5.513	13	104.0	6	36.5	8	II
25	121	3.184	35.5	11.07	32	1.987	35	380.0	34.5	137	35	IV
26	121	7.563	8.5	15.00	12	6.125	8	124.8	10	38.5	10	II
27	121	3.184	35.5	10.79	34	1.982	36	410.4	36	141.5	36	IV
28	121	6.722	15	14.93	13	5.339	15	126.0	12	55	14	II
29	121	8.643	4	16.46	4	7.179	4	151.2	14	26	7	II
30	122	5.810	18	14.03	17	4.467	18	168.0	16.5	69.5	18	II
31	122	9.385	2	16.03	7	7.862	2	110.5	7	18	5	II
32	122	8.133	6	16.98	1	6.713	6	100.5	4	17	3.5	II
33	122	7.176	13	16.15	6	5.794	12	119.0	8	39	11	II
34	123	7.688	7	15.29	10.5	6.250	7	128.0	13	37.5	9	II
35	124	2.818	39	10.67	35	1.648	39	475.2	39	152	38	IV
36	124	6.889	14	14.52	16	5.483	14	180.0	19	63	15	II
37	125	5.952	16	14.86	14	4.619	17	168.0	16.5	63.5	16	II
38	125	5.000	21	13.89	20	3.712	21	212.5	20	82	21	III
39	126	4.200	27	12.00	29	2.933	27	351.0	30.5	113.5	29	III
40	126	3.818	31	13.29	22	2.606	31	280.5	25	109	27	III
41	127	4.536	23	13.20	23	3.268	22	336.0	28	96	22	III
42	128	4.267	26	13.07	24	3.017	26	270.0	24	100	25	III
43	130	4.063	29	12.25	28	2.813	29	371.2	32	118	30	III
44	132	4.400	24	12.91	25	3.137	24	345.0	29	102	26	III
45	132	5.077	20	13.95	19	3.804	20	252.0	22.5	81.5	20	III
46	133	4.586	22	12.82	26	3.198	23	327.7	27	98	23	III

前進による増大によるものであり，体高が低くなって AH×CL の値に影響が見られるころには葉形幼生の体形は失なわれている。したがってこの積の値は全長の伸縮にかかわらず増加を示すから信頼できるものである。

これらの4相関値がよく似た傾向を示しているので，個体ごとに4相関の順位の総和についてさらに順位をあたえた。前記の4つの順位と総和にたいする順位の相互間における有意性の検定を Spearmann の方法で行なった（小河原ら：気象統計・下）。総和にたいして与えられた順位が数学的にどのような意義をもつかわからないが，すくなくとも他の4順位と

Table 23. Result of significancy-test following Spearmann's method.

N=44		TL/CL	SA/HL	(SA—HL)/CL	AHXCL
Total of G. R.	S(d²)	98.0	280.0	117.0	360.5
	U′+V′	2.5	1.0	1.0	2.5
	ρ	0.9929	0.9816	0.9917	0.9744
	Ko	6.5109	6.4368	6.5030	6.3896
	S-Test	Ko>K0.01	Ko>K0.01	Ko>K0.01	Ko>K0.01
AHXCL	S(d²)	609.0	747.5	625.0	
	U +V′	4.0	2.5	2.5	
	ρ	0.9568	0.9471	0.9558	
	Ko	6.2742	6.2106	6.2676	
	S-Test	Ko>K0.01	Ko>K0.01	Ko>K0.01	
(SA—HL)/CL	S(d²)	34.0	452.0		
	U′+V′	2.5	1.0		
	ρ	0.9974	0.9680		
	Ko	6.5404	6.3476		
	S-Test	Ko>K0.01	Ko>K0.01		
SA/HL	S(d²)	458.5			
	U′+V′	2.5			
	ρ	0.9672			
	Ko	6.3424			
	S-Test	Ko>K0.01			

の間の Spearmann 氏順位相関係数 ρ は，いずれも 1.0* に非常に近い値を示し，母順位相関 K_o の値も6.39以上であるから，順位の総和につけた順位を個体の成長順位とした(Tabs. 22•23)。成長順位をそのまま相対成長のグラフにあてはめると混乱をまねきかえって正確さを欠くことになるので，つぎのようにして葉形幼生を4区分した。この区分は成長期の区分にも一致するから最も幼若であると断定できる2個体を Stage Ⅰ にし，全長126*mm* 以下の個体で成長順位が1から連続する19個体（成長順位第19位）を伸長期幼生の Stage Ⅱ とし，最大全長をふくむ順位20から31の12個体を Stage Ⅲ とした。この分け方によると，幼生時において最大全長になる前後の時期が Stage Ⅲ，それよりも幼若なものが Stage Ⅱ に，変態が進んだものが Stage Ⅳ となる。

拡大された相対成長グラフ (Figs. 20～33) 上の点にそれぞれ個体の占める範囲で図示し，考察した。

第3項　シラス幼生の成長順位

シラス幼生の相対成長グラフは非常に複雑なので，葉形幼生のように順位相関法などの数学的処理で，個体の成長順位を決めることはできない。またシラス幼生初期には体形の変化と臓器の分化がともなわないものもあり，解剖学的根拠を無視して成長（変態期）の区分を考えることができない。

シラス幼生の成長（変態）期区分の基準についてはすでに述べた通りであり，Stage Ⅴ は

* ρ の値が 1.0 に近いときは有意性検定の必要がない．また，統計数値表（河出書房）から逆に危険がどの程度の大きさまで有意であるかということもわかる（小河原，書簡；1960).

Stage VI にくらべてCL・HL・SL・PO の長さが短かく，DW・AWの実測値も少さい傾向があり，逆にSA が長くなっている。以上の傾向にもとづいて相対成長グラフに個体番号を記入して見ると，多小の例外はあっても，期の区分がほぼ正しいといえる。そこで相対成長グラフの広大図（Figs. 34～47）のプロットを成長期別にわけて記入した。○ は Stage V，。は Stage VI，◎は Stage VII であって，それぞれの期に属する個体番号は Tab. 24に示したとおりである。

Table 24. Division of the stage of "Shirasu" larva based on anatomical obsevation.

Stage	NO
V	47, 48, 50, 51, 52, 53, 55, 56, 57, 58, 60, 67, 68, 73, 80, 81
VI	49, 54, 59, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 69, 70, 71, 72, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91. 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 104
VII	102, 103, 105, 106, 107, 108, 109

第4項 α の大きさとその区分

相対成長の直線式において，相対成長係数の大きさは重要な意義をもっている。HUXLEY・TEISSIER (1936) 以来多くの研究者によって α の重要性が論じられている。相対成長係数 α はその大きさにより 3 つに分けられる。すなわち，

1) $\alpha>1.0$（あるいは1）：成長の速度が x より y で著しい場合であって，tachyauxesis, positive heterogony, positive allometry などと呼ばれている。

2) $\alpha=0.1$（あるいは 1）：x と y の成長の速さが同じ度合で行なわれる場合で，isauxesis, isogony, isometry などの名称でよばれている。

3) $\alpha<1.0$（あるいは1）：x の成長にたいして y のそれが劣る場合で，bradyauxesis, negative heterogony, negative allometry などの名称がたえられている。研究者によっては $\alpha<1.0$ をさらに $1.0>\alpha>0$，$\alpha=0$，$\alpha<0$ に分けている。

これらの α の値の限界を 0.0 あるいは 0, 1.0あるいは 1 のいずれにするかは非常に重大なことである。0.0 と 0，1.0と 1 とではそれぞれ大きさの限界が相違するし，0.0 の範囲を角度(θ)であらわすと 2°32′～0°00′～-2°32′ (357°28′) となり，1.0 を θ であらわすと 43°22′～45°00′～46°15′ となる。このように 0.0 や 1.0 は絶対 0 や絶対 1 をあらわすのでないし，これらを角度であらわせば上述のように0.0と1.0では角度の大きさがちがってくる。しかもマアナゴの変態をふくめた複雑な成長現象は簡単な α の3区分で説明できない，したがってどのように複雑な相対成長についても説明できるような α の区分，用語およびそれらの定義をつぎに述べるように統一することを提案する。

1) x 軸について x が増加する場合は x に関する正の成長とし，減少する場合は x に関する負の成長とする。また y 軸についても同様に y に関する正あるいは負の成長とする。さらに x 軸か y 軸の x ないし y の一方が増減せず変量しなかったとき x あるいは y に関する成長は停止とする (Fig. 17)。

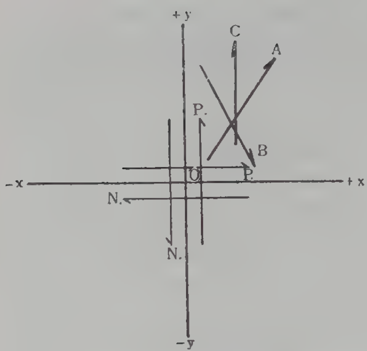


Fig. 17. Definition of the negative and positive growth in allometry. N, negative growth; P, positive growth; A, PP-tachyauxesis; B, PN-tachyauxesis; C, SP-tachyauxesis.

2) 正の成長をP, 負の成長をN, 成長の停止をSであらわし，xに関するものyに関するものという順序で上記の P, N, S の記号を組合わせる(例：Fig. 17, A, PP-; B, PN-; C, SP-)。また計算によって得られた相対成長式 $y=\alpha x+b$ において，xが負の成長をするときは $-y=-\alpha x-b$ で表現する。

3) 相対成長関係がグラフ上で直線になるときは $|\alpha|$ の値で tachyauxesis, isauxesis あるいは bradyauxesis のいずれであるかを4)の方法でしらべ，その語の前に2)で述べた P, N, S のうちから x と y に関する2つをえらび出してつける。

4) isauxesis を $|\alpha|=1.0$ とすることが正確さを欠くことはすでに述べた通りである。そこで仮に $|\alpha|=1.0$ が意味する角度(45°

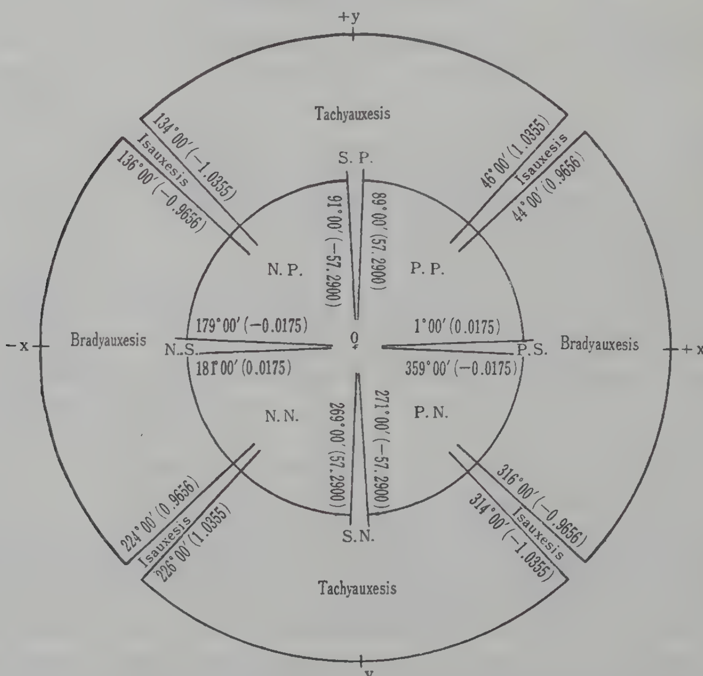


Fig. 18. A diagram defining the angles of θ (α) corresponding to respective types of growth represented by the allometric formulae of relative growth.

00′, 135°00, 225°00′, 315°00′) に ±1°00′ の巾をもたせることにした。"仮に" という言葉を用いたのは信頼限界の巾が個体数，測定誤差，個体変異などで相違し，この点については今後の問題として残されているからである。したがって |α| の値の巾は0.9657と 1.0355の間にある (Fig. 18)。

5) |α| の値が∞の場合も4)と同様に 0 と∞を意味する角度 (0°00′, 90°00′, 180°00′, 270°00′) に仮に1°00′ の巾をもたせた。そのときの PS- と NS- の |α| の範囲は0.0000±0.1746であり，SP- と SN- の |α| の範囲は |+57.290〜∞〜-57.290| である。(Fig. 18)。

なお，相対成長が曲線（直線回帰をこころみても）のときには，α の値が変数となり，α は成長曲線上の任意の点（あるいは特定な）における切線の方向であらわされる。

最近相対成長の研究において，変曲点と臨界点の語義がしばしば混同されている。たとえば清水（1959）は変曲点と変化点（臨界点）を区別していない。前者は x および y の符号が変わらないで相対成長の傾斜角 (θ) が変わるときに使用すべきであり，後者は x および y のいずれか一方か両方の符号が変わる場合に使用するのが正しい。後者の例は一般には少ないが，マアナゴの葉形幼生の最大全長点，変態完了時の最小全長点，あるいは Stage AP-I から Stage AP-II にうつる所などに見られる。

第 5 項　有意性検定についての予備的考察

魚類について行なわれている相対成長の研究は，成長現象の究明よりも分類学上の手段や系群の識別などを目的としている。一般に相対成長の分析によって得られた結果は，統計学的処理の方法によって異なることがあるから注意しなくてはならない。たとえば個体数 n (個体番号：1, 2, ……a−1, a, a+1, ……n−1, n) について，ある 2 つの形質間の相対成長グラフがあり，その点のちらばりから変曲点が a の付近にあると推定される場合に，点のちらばりは a を境にして 2 群に分けられる。この 2 群について計算式を求めるときに，各群の計算範囲のとり方は：第 1 群 (1〜a)・第 2 群(a〜n)，第 1 群 (1〜a-1)・第 2 群 (a〜n)；第 1 群(1〜a−1)・第 2 群(a+1〜n)；第 1 群(1〜a)・第 2 群(a+1〜n)；第 1 群 (1〜a+1)・第 2 群 (a−1〜n) というように幾通りもの組み合わせ方があって，グラフ上の点のちらばり方によってそのうちのどの組み合わせがよいか考えなければならない。各組み合わせの第 1 群と第 2 群の計算によって得られた相対成長式は群の個体範囲のとり方でちがうし，第 1 群と第 2 群の相対成長式から変曲点を求めると，計算全長がちがう場合も少なくない。また上記のような群別のほかに，全長を基準にしたり，生態・年級・性別などの生物学的な形質や特徴を対照にして行なう場合もある。群のわけ方は統計学的にそれぞれ長所や短所があるだろう。しかし生物測定には個体変異や測定誤差が大きいから，方法を規定して群の範囲を決めるよりも，グラフ上の点のちらばり方から最もよいと思われる範囲について計算し，相対成長式を求めるのがよいと思われる，それゆえ，著者は範囲の決め方の基準としては，全長・成長期別・生態（内湾か外洋）別・性別などと共に各グラフに見られる共通性や点のちらばり方などを重視した。

一つの変曲点が推定されたとき，その推定点を境として前後の二つの相対成長式の間に有意性があるかないか検定するのが常道である。最近本邦でよく用いられているのは伊藤（1951）の検定法であって，著者もこの方法で 300 余の組み合わせについて傾斜の差と位置の差

をしらべた。伊藤の方法は理論的に正しいかもしれない。しかし著者の経験では，後述するように実用に適しない場合も多い。

著者は以下に述べる理由から有意性の検定結果については一切省略し，生物学的に有意であるか否かという点について考察した。なお，本報告中ある二つの形質につき隣りあった相対成長式は伊藤（1951）の有意性検定で有意差が認められるものが多い。

1） 伊藤の方法で傾斜の差に有意性が認められても，同じ危険率の下で相対成長係数の信頼限界が互に重なりあう場合が多い。

2） 一つの直線上を鋸歯状（波状）相対成長するいくつかの直線について，となりあう二つの成長式 (K=2) の間にはいずれも有意な差がなくても，これらの直線を一括検定すると有意差がある場合が少なくない (Fig. 19)。たとえば 6 直線を A～F とし，K=6 のときには上述のように有意差があっても，A は B と，$\overline{AB}$ は C と，$\overline{ABC}$ は Dと，ABCD は E と ABCDE は F と有意差がなく，ABC と DEF の間にも，その他の組み合わせにも K=2 のときには一つの直線と考えるべき場合が多い。それゆえに伊藤（1951）の方法は分類学的に使用するときには有用かもしれないが，種内の複雑な相対成長には順列や組み合わせまで考えなければならない。また相対成長グラフの類似，ことに変曲点の計算全長の一致，相対成長の線形の類似や共通性などは当然生物学的に有意性があるといえる。K=6 の場合に有意性が検定によって認められなくても，上述のような生物学的な共通性があると考えるべきであろう。

3） 3 直線 (K=3) の間に傾斜の差がある場合 (Fig. 19), 3 直線 A, B, C のうち，A と B, B と C には有意性がなく，B を 2 分し B′ と B″ としたとき AB′ と B″C との間にも有意性が存在しないのに，A と C の間には有意差があるとき B を無視してはならない。また傾斜の差がなく，位置の差がある場合 (Fig. 19), 甲殻類のようにはっきりした脱皮現象で位置の差が生ずる生物学的うらづけは魚類では明らかでない。魚類では断続変化がないから A と B の間に C を想定しなければならない。A と C, C と B の間に傾斜や位置の差がなくても，同一系群内であれば C の存在を認めなければならない。

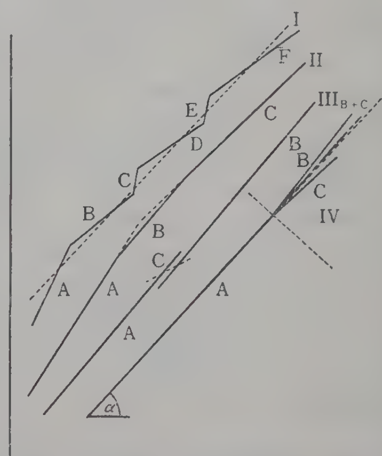


Fig. 19. Diagrammatical figure dealt with Ito's test of significancy of "slope and positional differences".

4） Fig. 19 に示す 3直線 A(生殖腺未発達群), B (雌), C (雄) の間にいずれも有意差があったときは問題ないが，AとB, B と C の間に有意差があり，A と C, $\overline{AC}$ と B に有意差がないとき，A と B, AとC に有意差があり，B と C, $\overline{BC}$ と A の間に有意差がないとき，あるいは A と B の間に有意差があり，A と C, B と C, BC と A, AC と B の間に有意差がいときなどは生物学的根拠による有意性の確認にくらべて矛じゅんが多いし，相対成長を正しく理解することさえ困難になる。さらに，A, B, C

の相対成長式の α を αA, αB, αC としたときに，$\alpha A>\alpha B$ で $\alpha A<\alpha C$ の場合と $\alpha A<\alpha B$ で $\alpha A<\alpha C$ か $\alpha A>\alpha B$ で $\alpha A>\alpha C$ のようなとき， $\alpha B \sim \alpha C$ のあらわす角度の差が同じでも生物学的には第1の場合が意義が大きいといえる。その理由として A の延長線の上側と下側にわかれることがあげられる。

5) 伊藤 (1951) の有意性検定法で2相対成長式 A と B の間にたとえば ${}_{s}F_0=4.00<{}_{s}F_{0.05}=4.18(n_1=1,\ n_2=29)$, ${}_{p}F_0=4.00<{}_{p}F_{0.05}=4.17\ (n_1=1,\ n_2=30)$* という結果がえられて傾斜の差も位置の差も有意水準以下であるとする。また，別の2相対成長式 A′ B′ の間に ${}_{s}F_0=4.35>{}_{s}F_{0.05}=4.18\ (n_1=1,\ n_2=29)$, ${}_{p}F_0=0.02<{}_{p}F_{0.05}=4.17(n_1=1,\ n_2=30)$ という結果がえられ，傾斜の差は有意水準以上であるが位置の差は有意水準以下であるとする。これら二つの組合わせをグラフ上で比較すると点のちらばり方から見た両者の間には A と B の組み合わせの方が A′ と B′ の組み合わせよりもはっきりとした差が見られる。しかるに A・B は数学的に棄却し $\overline{AB}$ としなければならない。このように検定の結果とグラフ上の差が一致しない場合がしばしばある。

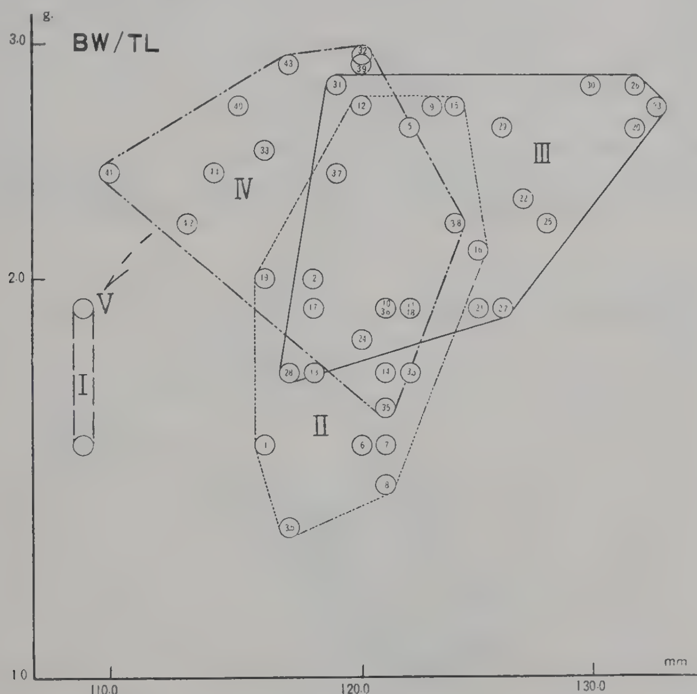


Fig. 20.

Figs. 20-33. The results of the application of Spearmann's rank-correlation method for determing the stage of leptocephalic larvae. Roman numerals indicate stages and Arabian ones the number of specimens.

* ${}_{s}F_0$, ${}_{s}F_{\alpha}$, ${}_{p}F_0$, ${}_{p}F_{\alpha}$ は “傾斜の差” および “位置の差” 検定の際に用いる記号で，F は F—分布によって検定することを意味し，F の左側の s は傾斜の差を，p は位置の差を示す。右側の0は，あたえられた計算式によって得られた F の値をあらわし，α は危険率 α のときの自由度，n_2, n_2 の F—分布表の値をあらわす。

第2節　結　　果

第1項　葉形幼生の成長順位

Spearmann の順位相関を用いてえた葉形幼生の成長順位を BW/TL・DH/TL・AH/TL・DW/TL（背鰭前端の体巾/全長）・AW/TL（臀鰭前端の体巾/全長）・HL/TL・SL/TL・ED/TL・PO/TL・DA/TL・SD/TL・SA/TL・CL/TL・PL/TL の各グラフにあてはめと Figs. 20～33 に示すようになる。これらのグラフにはシラス幼生初期（Stage V）の個体が記入されていないが，矢印と記号により相対成長の方向を示した。

1.　BW/TL：葉形幼生の全長・体重関係は順位相関の結果を用いなければ，相対成長グラフ上にどのような成長曲線があるのかわからない。Fig. 20 の Ⅱ・Ⅲ・Ⅳのどの範囲にも共通な個体は11ある。しかし，Ⅰ－Ⅱ－Ⅲを結ぶ曲線とⅢ－Ⅳ－Ⅴを結ぶ曲線を推定するとそこに一つの環が形成される。すなわち，伸長期と変態期との臨界点の前後にこのような複雑な関係が見い出された。環の形から著者はこの相対成長曲線をρ-曲線と名づけた。

2.　DH/TL：Ⅰ－Ⅱ－Ⅲを結ぶ成長系とⅢ－Ⅳ－Ⅴを結ぶ成長系は臨界点を境にして直線の交叉をおもわせるような急激な変化を示し，相対成長グラフ（Fig. 49）のみからでも成長線を推定することが可能である。順位相関の結果はさらにこのことを明白に示している。このような成長関係からはT-成長（曲）線が推定される（Fig. 21）。

3.　AH/TL：順位相関の結果から点のちらばりを見ると，Ⅱ・Ⅲ・Ⅳの間に三者に共通な領域がない。しかも，ⅡとⅣが不連続であり，Ⅰ－Ⅱ－ⅢとⅢ－Ⅳ－Ⅴの2つの推定される曲線によってはっきりとした環が形成される（Fig. 22）。この ρ-曲線は BW/TL よりも環がはっ

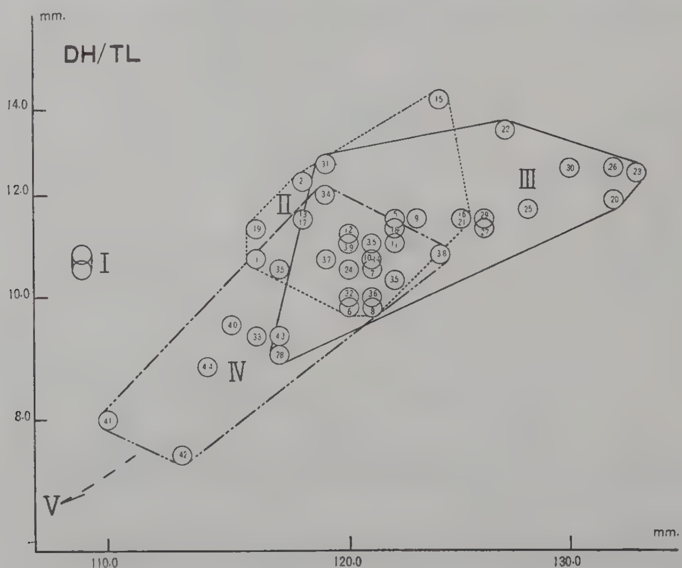


Fig. 21.

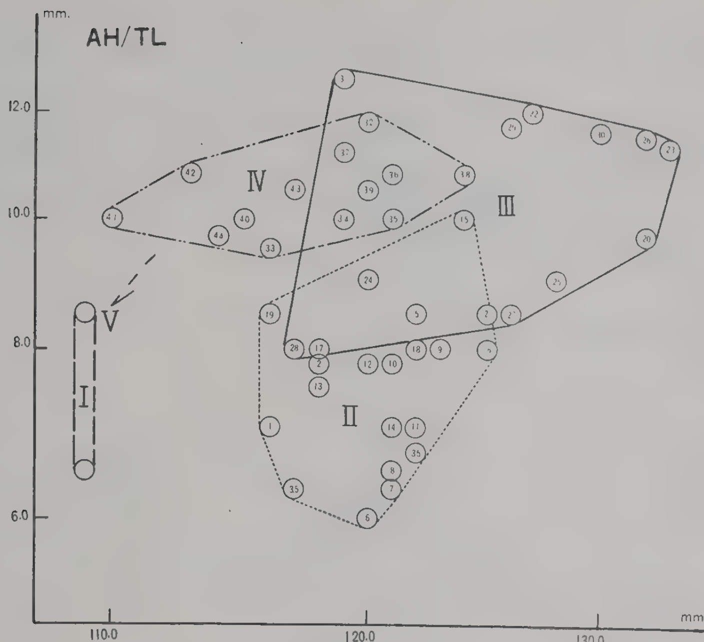


Fig. 22.

きりしている。ⅡとⅣの同じ全長の個体について AH の値をくらべると後者の方が大きい。これはすでに述べたように最大全長前後における臀鰭前端が変態の進行にともなって前進することや，葉形幼生の体形が柳葉状であるためだろう。

4.　DW/TL：体巾は葉形幼生においては固定や測定の際に著しく影響される。しかもそ

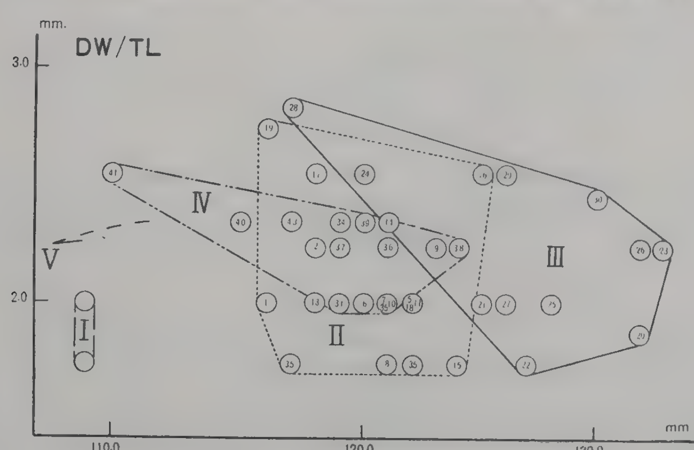


Fig 23.

の測定誤差も大きいと思われる。また，Ⅰ－Ⅱ－ⅢとⅢ－Ⅳ－Ⅴの２成長線を推定した場合，両者の間に勾配にも著しい差がないから臨界点の前後は変化のない反復をしているといえよう (Fig. 23)。

5. AW/TL：この場合も DW/TL と同じように測定などの影響や誤差が大きいだろう。しかし体高 (AH) が柳葉状の体形に関係しているように，体巾 (AW) もまた背鰭前端の前進にともなう厚さの増加は上述の影響や誤差よりも大きい。このことは Fig. 24 にもよく示されている。ⅡとⅣの領域が重なりあわないで，臨界点前後の AW は全長の伸縮にかかわらず増加の傾向を示している。

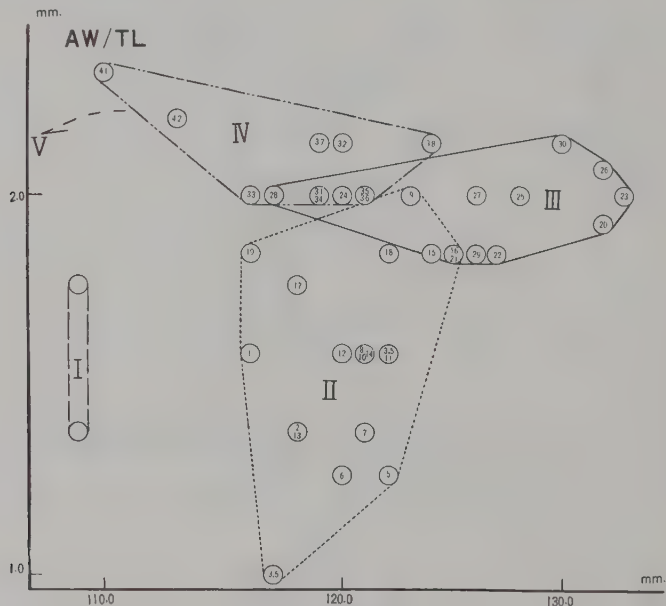


Fig. 24.

6. HL/TL：順位相関の結果から，Ⅰ－Ⅱ－ⅢとⅢ－Ⅳ－Ⅴの２曲線は明らかにことなった成長系のものといえよう (Fig. 25)。全長の伸縮に関係なく頭長が増加する傾向があり，しかもⅡとⅣが重なりあっていないから，相対成長グラフのみからでも大体の成長曲線が推定できる (Fig. 53)。

7. SL/TL：吻端がやわらかいから吻長の測定誤差は大きい。その上吻長が短いからその影響は非常に大きいと思われる。Fig. 26 に示されるようにⅡとⅣが重なりあっているから，臨界点の前後の成長は反復しているといえよう。

8. ED/TL：測定部長が短かいから測定誤差の影響は大きい。SL/TL の場合と同様にⅡとⅣの領域が重なっているから，伸長期と変態期の葉形幼生の成長線が反復していると推定される (Fig. 27)。

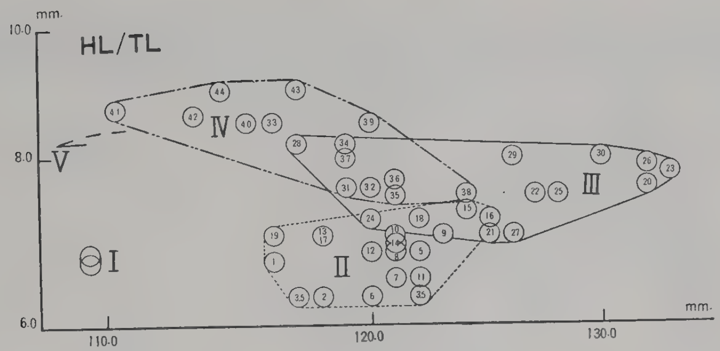


Fig. 25.

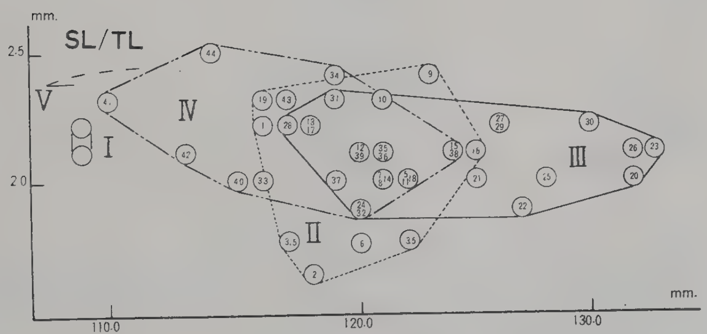


Fig 26.

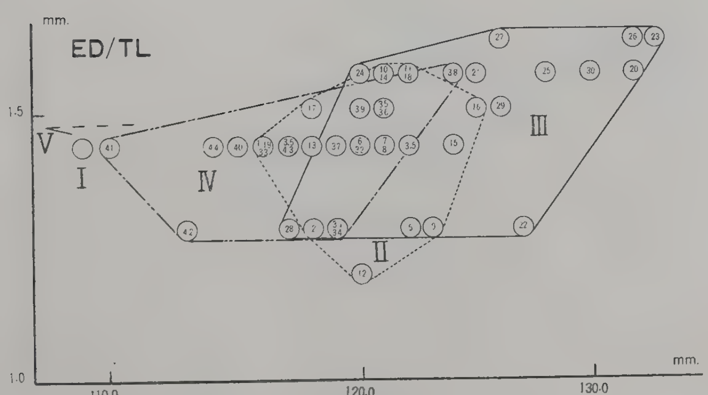


Fig. 27.

9.　PO/TL : PO は SL や ED とともに頭部の一部分の長さであり，HL/TL では II とIV

の領域が重ならず，SL/TL と ED/TL ではIIとIVの範囲がそれぞれ重なりあっている。このことはPO/TLのI II IIIを結ぶ成長系と，III-IV-Vを結ぶ成長系が全長の伸縮に関係なくPOについて増加することを示している，この推測と順位相関の結果は一致している(Fig. 28)。

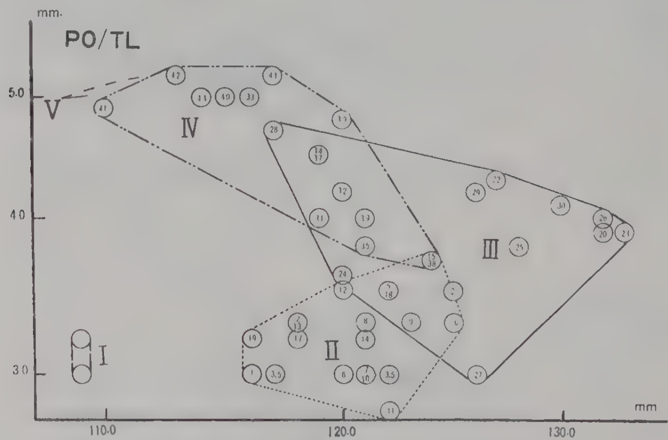


Fig. 28.

10. DA/TL：I-II IIIとIII-IV-Vの2成長系の間には差があるといえるか，シラス幼生初期（V）を考えに入れないとIVの非常に大きな変異のために，2成長系の成長曲線を正しく知ることができない。すなわち，Fig. 29はIからIVまでの相対成長が x 軸に平行であり，葉形幼生期の背臀両鰭の前端間の間隔も一定で，臨界点の前後における両鰭の前端の前進速度が同じであることを示している(Fig. 29)。

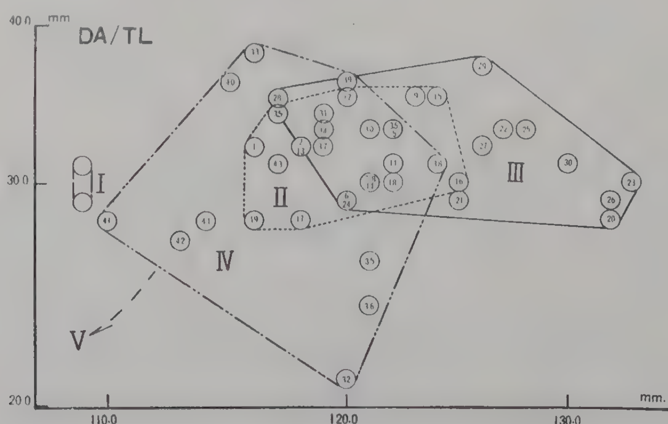


Fig. 29.

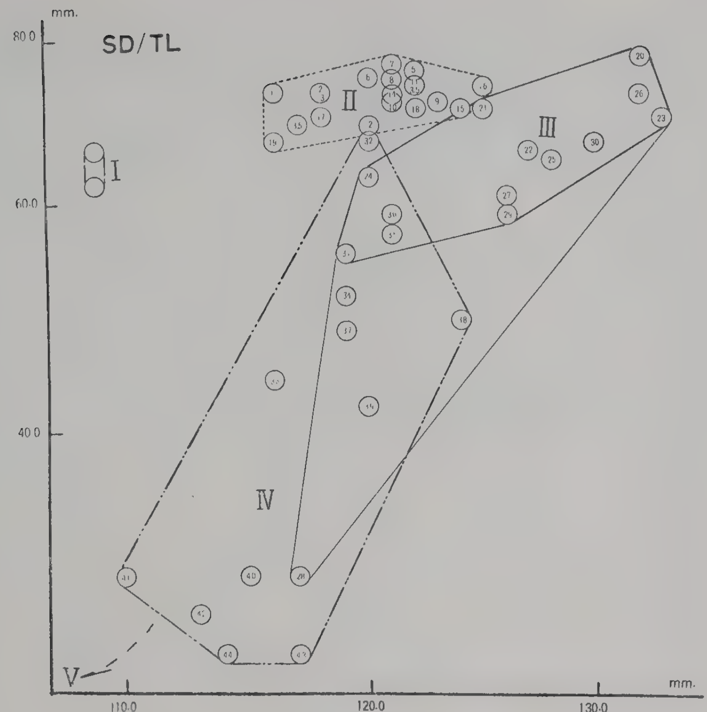

mm.
SD/TL
80.0
60.0
40.0
I
II
III
IV
V
110.0
120.0
130.0
mm.

Fig. 30.

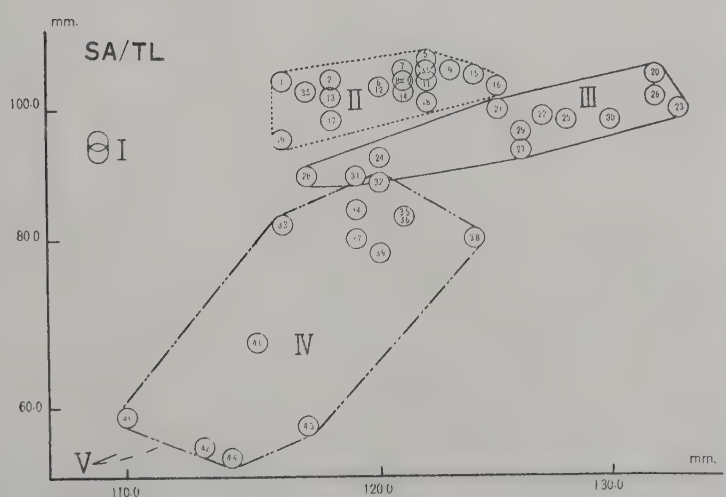

mm.
SA/TL
100.0
80.0
60.0
I
II
III
IV
V
110.0
120.0
130.0
mm.

Fig. 31.

11.　SD/TL：I－II－IIIを結ぶ成長系は全長の増大にともなって SD も多少伸長する。III－IV－V を結ぶ成長系は全長の短縮にともなって SD も著しく短かくなることを意味する (Fig. 30)。この両成長系の間の臨界点は相対成長グラフ (Fig. 58) からも容易に推定できる。グラフから推定される成長関係は T-成長（曲）線であらわすことができる。またIIとIVの領域が重なっていないから成長（変態）の経過はよくわかるが，IIIに属する順位28（個体番号

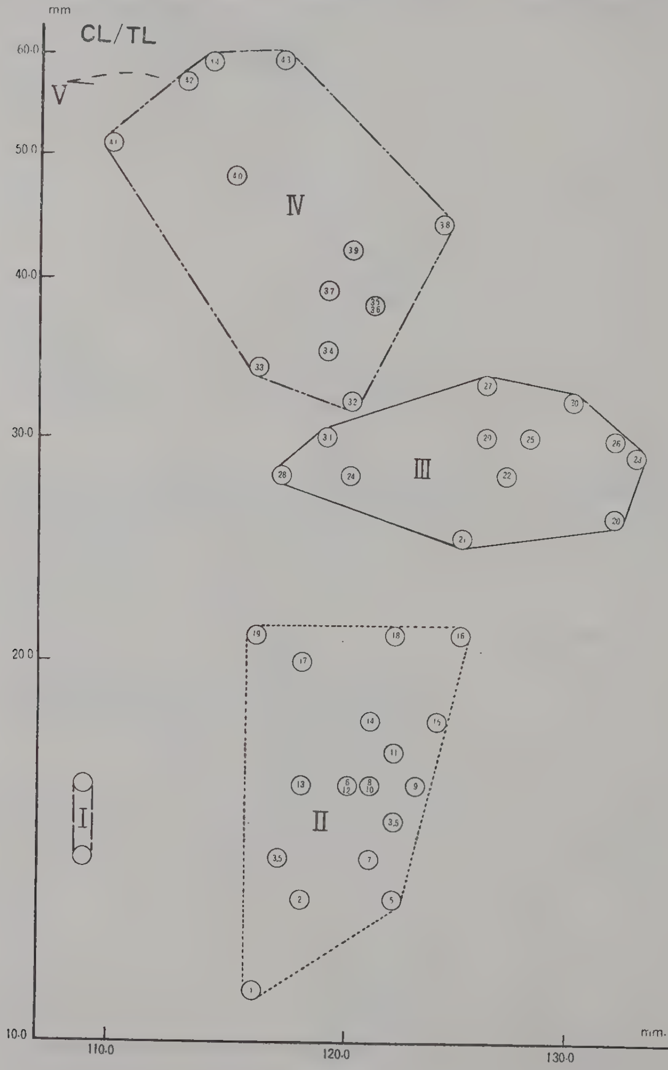


Fig. 32.

12）の個体がただ１つⅢの領域からはなれてⅤに近いⅣの領域中にある。この個体は DH/TL・HL/TL・PO/TL と PL/TL の各グラフ上ではⅣにかたよったⅢの領域にあり，BW/TL と AW/TL ではⅡの領域にかたよっている。AW/TL と SA/TL ではとくにかたよりを示していない。このように順位相関の結果を満足させない例は他にない。

12. SA/TL：Ⅰ－Ⅱ－ⅢとⅢ－Ⅳ－Ⅴの二の成長系は本質的なちがいがあるし，Ⅰ・Ⅱ・Ⅲ・Ⅳのそれぞれの領域もほとんど重なりあわないから順位相関が非常に有意な方法といえる(Fig. 31)。この相対成長は *T*–成長（曲）線が推定できる。

13. CL/TL：尾部長は全長の伸縮にかかわらず著しく伸長をする。しかもⅠからⅣまでのそれぞれの占める領域は分離し，しかもⅠからⅤまでが順序よくならんでいる（Fig. 32）。このことは TL/CL の順位と成長順位との間の順位相関係数 ρ が，著しく高い値を示していることからも理解できる (Tabs. 22・23)。

14. PL/TL：Ⅱ・Ⅲ・Ⅳのいずれの領域にも共通なものは６個体あるが，臨界点を境にⅠ－Ⅱ－ⅢとⅢ－Ⅳ－Ⅴの２成長系を推定すると（Fig. 33），全長の伸縮にかかわらず胸鰭長の伸長することがわかり，成長線がはっきりする。

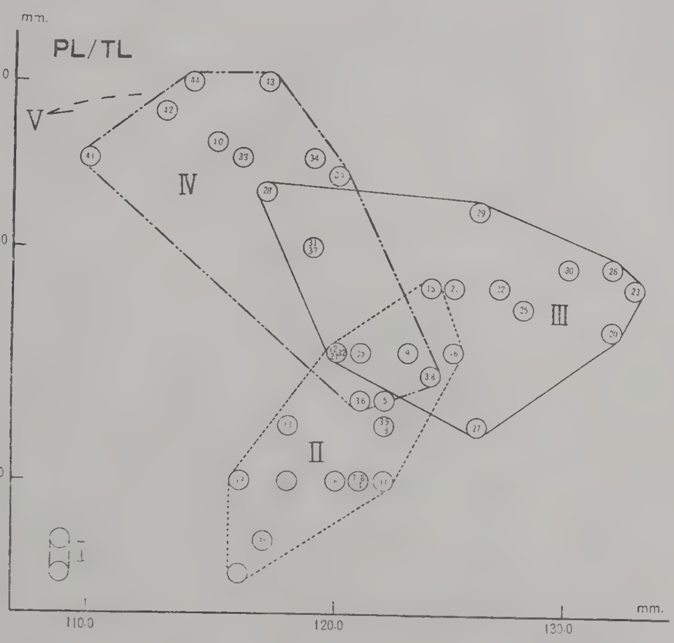


Fig. 33.

第２項　シラス幼生の成長順位

BW/TL のⅤとⅥの同じ全長の個体をくらべると，一般に体重の重い個体ではⅥで変態が進行している。全長 100*mm* 以下のⅤに属する個体では，一様に成魚形臓器への分化がおくれていながら体形の変化は進行している。BW/TL ではⅤ・Ⅵ・Ⅶの占める範囲が単純に区分

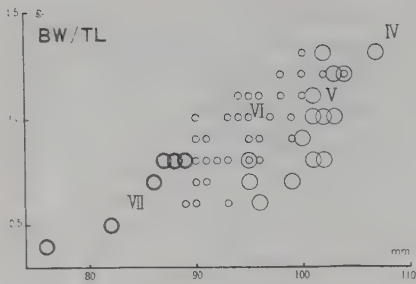


Fig. 34.

Figs. 34–47. The results of the application of anatomical observation for determination of stages in "Shirasu" larvae. Large single circle represent material of Stage V, small single circles that of Stage VI, and large double circles that of Stage VII.

されている (Fig. 34)。DH/TL や AH/TL ではこのような傾向はほとんどない (Figs. 35・36)。これらの相対成長は上方に凹な減少曲線であらわされる。体巾の増加は臓器形成の進行程度に直接影響される。したがって DW/TL や AW/TL の V・VI・VII を占める範囲は，比較的明りょうに区分されている (Figs. 37・38)。しかも体巾の個体変異が著しく巾広いように思われるが，III–IV–V 曲線を推測し，さらに V–VI–VIIの推定線を結びあわせると全長が縮まるにつれて，体巾はIV–V（減），VI–VII（増），VI–VII（変化なし）という複雑な変化をすると推定される。

HL/TL に関しても V・VI・VII の占める範囲ははっきりと区分されている。III–VI–V の成長

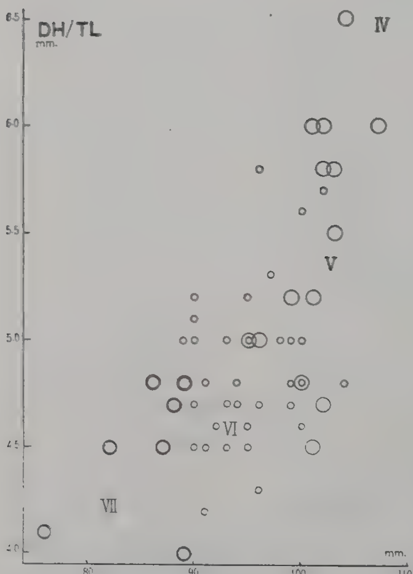


Fig. 35.

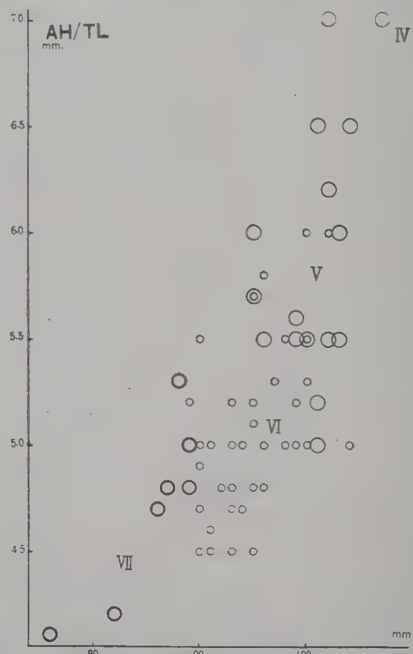


Fig. 36.

系とV-VI-VIIの成長系は体巾と同様な傾向，すなわち全長にたいする部分長はVで臨界点になると考えられる。全長が短かくなるにつれて頭長は体巾の場合と似た変化をするが，相違点はVI-VII（増）に見られる (Fig. 39)。PO/TL の成長曲線も HL/TL の それと非常によく似ていると思われる (Fig. 42)。

SL/TL と ED/TL はともにIII-IV-VとV-VI-VIIの成長系からVに臨界点があると推定できて，その成長曲線の形は全長と体巾との関係に見られるものとよく似ている(Fig. 40・41)。

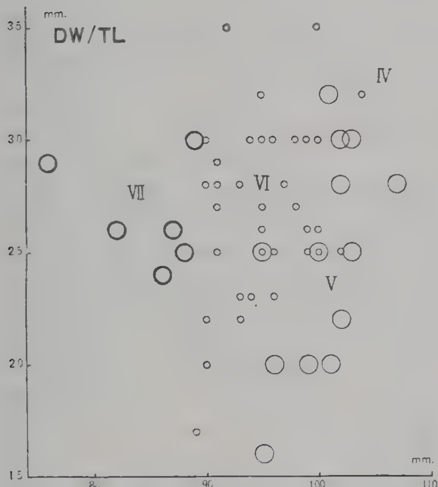


Fig. 37.

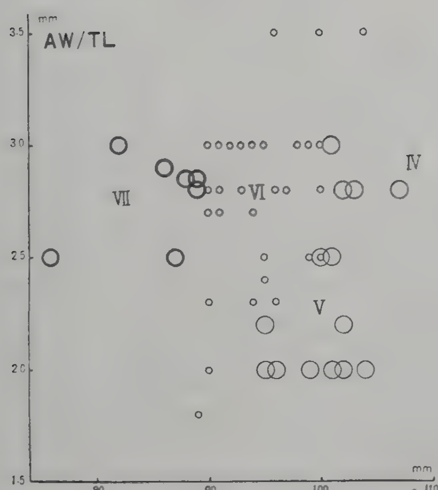


Fig. 38.

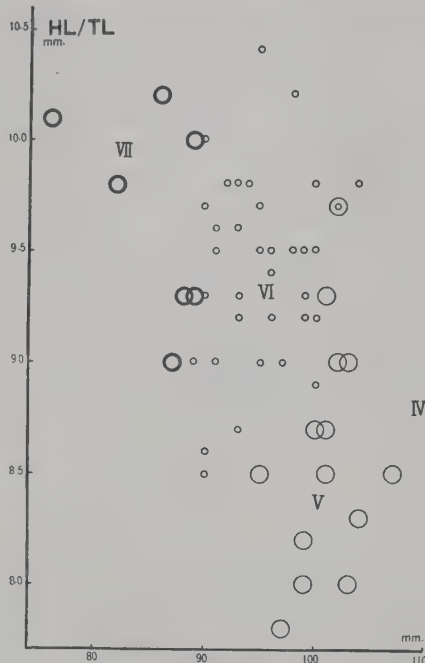


Fig. 39.

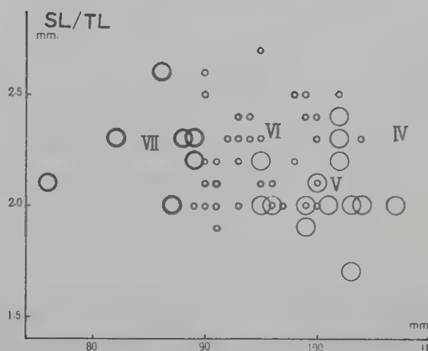


Fig. 40.

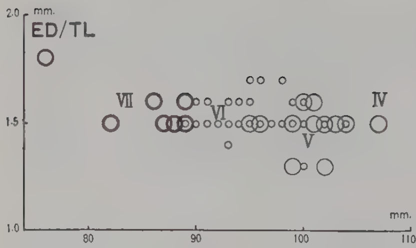


Fig. 41.

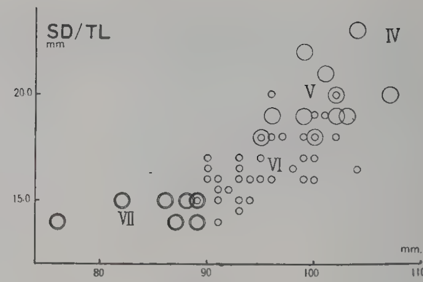


Fig. 44.

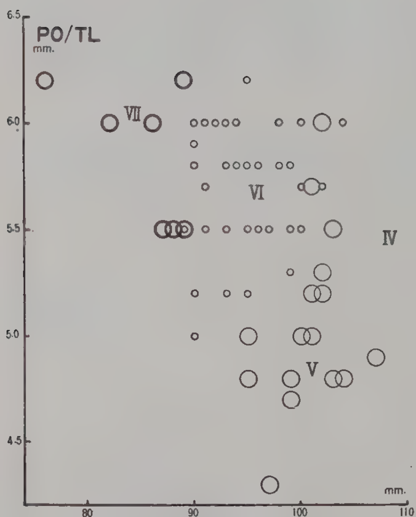


Fig. 42.

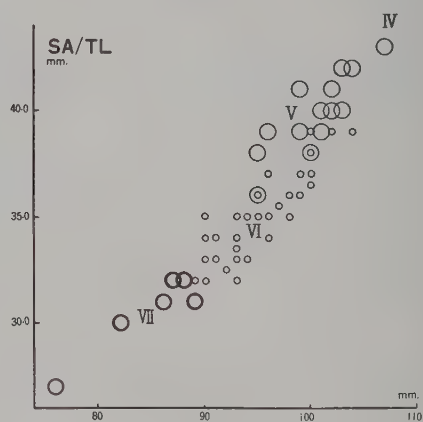


Fig. 45.

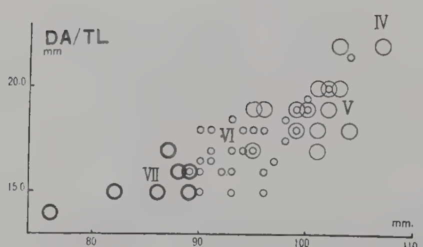


Fig. 43.

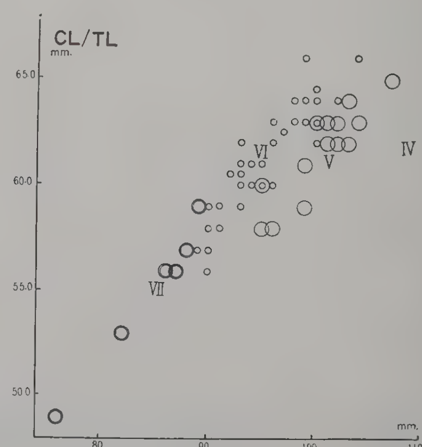


Fig. 46.

しかし，体巾ほど大きな変異がない。

DA/TL, SD/TL および SA/TL ではいずれも上方に凹な成長曲線が推定される(Figs. 43・44・45)。DA/TL ではVとVIの占める範囲が連続的でかたよりがない。SD/TL では DA/TL よりもVの占める範囲がわずかに上方にかたよっている。SA/TL ではその傾向がさらに著しい。

CL/TL はIII-IV-VとV-VI-VIIの二つの成長系から，Vに臨界点があると推定される。しかもV・VI・VIIの占める範囲はそれぞれ明らかに分離し，全長 100*mm* 以下のVと同じ全長のVIとをくらべると，後者の CL の値が小さい(Fig. 46)。

PL/ TL ではV・VI・VIIの占める範囲が比較的はっきり区分される。III-IV-Vの成長系とV-VI-VIIの成長系から，Vに臨界点があると推定され，しかも全長が縮まるにつれて胸鰭長はIV-V（減），V-VI（増），VI-VII（変化なし）という複雑な変化を示している (Fig. 47)。

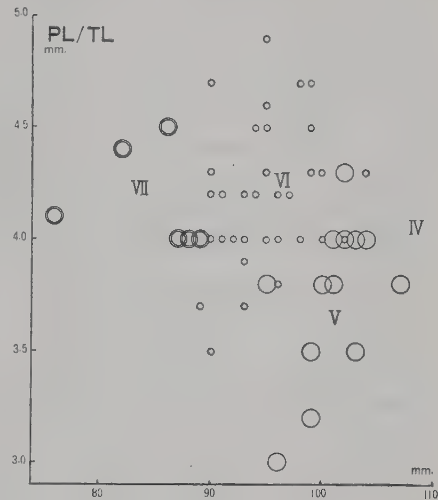


Fig. 47.

第3項　相 対 成 長

1)　BW/TL (Fig. 48)

幼生期の相対成長は ρ-曲線であらわされる。したがって曲線を部分的に直線と仮定して相対成長をしらべると伸長期 (Stage II) は $y=5.1675\ x-11.7110$，変態期 (Stages IV〜VII) は $-y=-5.3505\ x+10.6356$ となり，両者の傾斜角 θ はそれぞれ$80°09'$ と$79°25'$ ($259°25'$) であり，$|\alpha|$がほぼ同値である。この二つの成長式はほぼ平行であり，Stage I と Stage III の点のちらばりと Stage VII の全長 82*mm* 以下の個体の点のちらばりから，変態完了までの相対成長は上述のような ρ 曲線になる (Stages I〜IVが環形成，Stages III〜VIIが S-曲線)。

稚魚と成魚第1期 (Stage AP-I) の相対成長式は $y=3.7965\ x-7.4853$ であり，計算全長約 108*mm* のときに $y=0.6333\ x-1.0521$ になる。このことは変曲点 B において PP-tachyauxesis から PP-bradyauxesis になるので，稚魚期の各点の回帰線の傾斜が Stage AP-I のそれにくらべて小さいから，稚魚から成魚第II期に入るまでも変態期幼生の場合と同様に S 曲線といえる。シラス幼生の比減少率*と変態直後の比増加率**の差からもわかるように変態完了後にも不明りょうな環形成がある。

計算全長約 122*mm* で BW5 から BW6, $y=3.1945\ x-6.3963$ になる。これは伊勢湾産成魚II期 (Stage AP-II) の相対成長式であって，この時期に再び PP-tachyauxesis になる。

*,** 比減少率も比増加率も相対成長係数を意味し，前者は成長にともなう全長の短縮する場合に，後者は全長の伸長する場合に用いた。

伊勢湾産成魚Ⅱ期には BW6 を軸とし，それのより上を BW9 から BW14 までの 6 つの相対成長式であらわされる直線が走っていて，いわゆる鋸歯状（波状）の相対成長をしている。すなわち，BW9・BW11・BW13 は軸 BW6 にたいして優成長を，BW10・BW12・BW14 は劣成長をしている。

熊野灘産個体群のこの相対成長式は $y=3.3616x-6.8008$ で雌雄差がなく，雌の成熟期から完熟に近いものは $y=4.3030x-9.5044$ である。この両者の変曲点は計算全長で 745*mm* である。また生殖腺のよく発達している 5 個体の体重から生殖腺重量を除去した場合，成長式は $y=4.0738x-8.8548$ となる。このことから BW8 α>BW15 α>BW7 α>BW6α ということがいえる。 BW8 α>BW7 α>BW6α における α の大きさの変化から成魚第Ⅱ期以後は上方に凹な比増加曲線が推定される。しかもこの期間を通じての αの増加は生殖腺発達だけが原因でなく，体重そのものの増加もその大きな理由である。

2) DH/TL および AH/TL (Figs. 49・50)

魚類の体高はふつう軀幹部の最大値であらわす。マアナゴのような細長い体形の魚では上述のような部分を探し出すのは容易でないし，体高は摂餌による影響が大きいから背鰭および臀鰭の前端という特定部分について測定した。これらの部分は相対成長における測定位置の相関性から DH・DW・SD の間や AH・AW・SA・CL の間にそれぞれ重要な関連があると考えられる。

幼生期の DH/TL は背鰭前端の位置の移動，全長の伸縮，シラス幼生では臓器の分化充実などが組み合わさって非常に複雑な変化をしている。伸長期幼生では DH は最大体高の部位と一致し，Stage Ⅴでは最大体高が背鰭前端よりも多少後方にうつり，シラス幼生では軀幹部が丸味をもちはじめ体の前後両端からそれぞれ約⅕の部分を除いて最大体高に大体一致している。葉形幼生期における相対成長は順位相関の結果からわかるように*T*-成長が考えられるが，その臨界点の前後に小さく不明りょうな環が形成されている可能性が大きい。部分的に直線として考えることができるのは Stage Ⅱ および Stage Ⅳ でそれぞれの相対成長式は $y=0.9154x-0.8587$ と $-y=-3.4458x+6.1441$ となって， Stage Ⅲ に属する個体はそれぞれの直線の一端を結ぶ範囲にちらばりをもつから変態完了前の幼生の DH/TL は ρ-曲線に近い *T* 曲線といえよう。上述の二つの相対成長式は前者が PP-bradyauxesis, 後者が NN-tachyauxesis である。DH2 を延長した直線は Stage Ⅴ を満足する。シラス幼生の Stages Ⅵ とⅦを主体とする群の相対成長式は $-y=-0.4777x+0.2639$ で，DH2 との変曲点は計算全長 95.8*mm* である。変態期幼生 (Stage Ⅲ の一部から Stage Ⅶ) までの相対成長は S-曲線と考えることができる。シラス幼生中・末期の相対成長は NN-bradyauxesis であり，また変態期後の稚魚と Stage AP-Ⅰ の相対成長直線は $y=1.4547x-2.1075$ であらわれる PP-tachyauxesis で，DH2 と交叉する。それゆえに明りょうな一つの環が形成される。

変態後の最大体高は一般に背鰭前端から盲嚢のある部分までであるが，栄養状態が不良と思われる個体や，耳石に透明帯が形成されている時期の個体では，しばしば臀鰭前端部付近が最大体高を示している。成魚の Stage AP-Ⅰ から Stage AP-Ⅱ の初めにかけて $y=-1.7872x+4.4805$ であらわされる PN-tachyauxesis になる。そのために計算全長 108*mm* の点Cは臨界点になる。 PN-tachyauxesis は計算全長 122*mm* のところまでつづき，再度 PP-

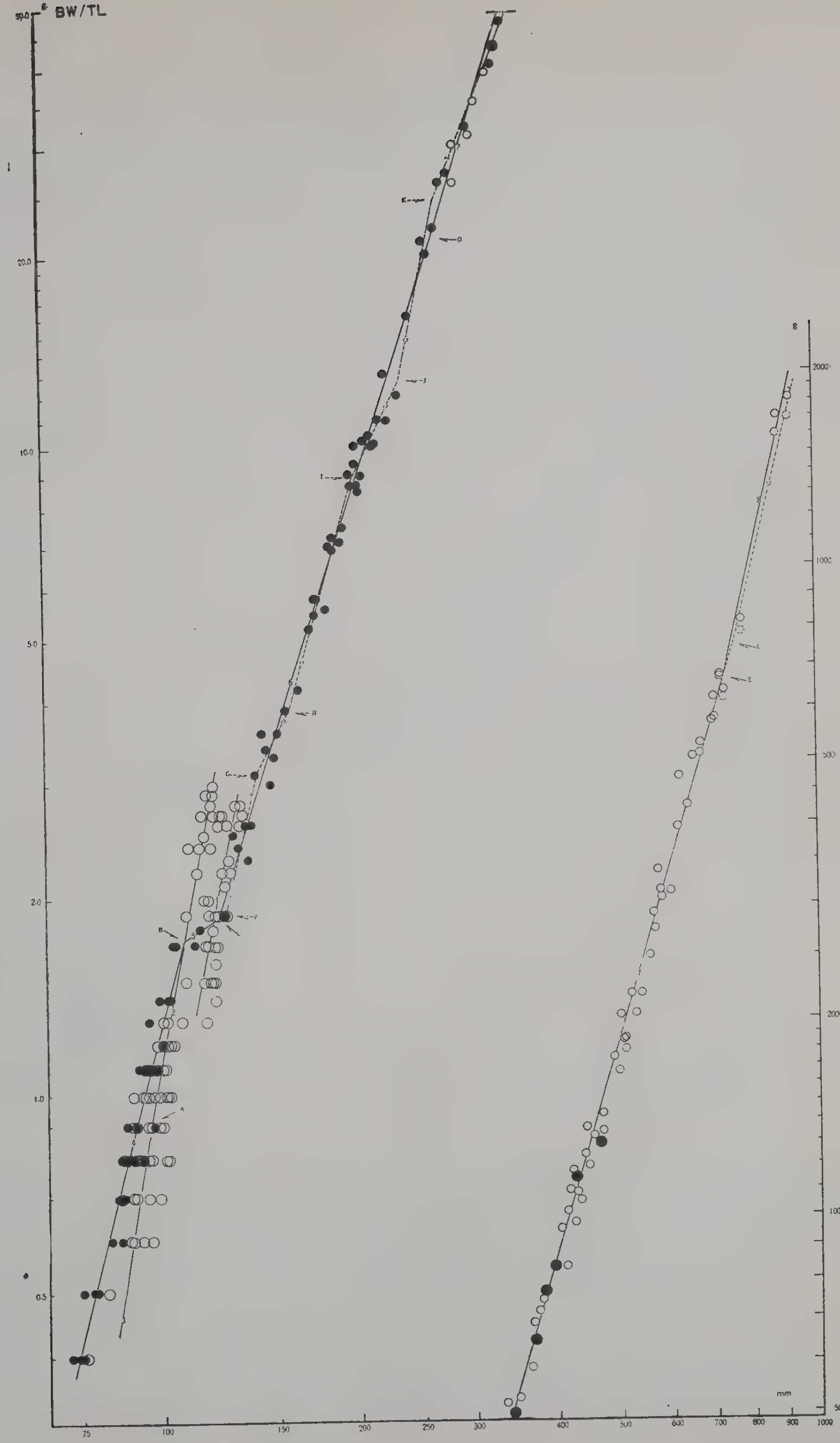


Fig. 48.

Figs. 48~63. Graphs of relative growth. Large circles represent larvae taken from Ise Bay, small black-spots elver and fish with undifferentiated sex from Ise Bay, small circles female



Fig. 49.

tachyauxesis となり Stage AP-II を終える。したがって計算全長 122*mm* の点も臨界点である。Stage AP-II の相対成長式は $y=1.0599x-1.4593$ で，この直線を軸として DH10から DH15 までの 6 直線が鋸歯状（波状）の変化をしている，すなわち，DH10・DH12・DH14 は軸 DH6 と $\theta=45°00'$ にたいしてともに PP-tachyauxesis を， DH11・DH13・DH15 はいずれも PP-bradyauxesis をしている。

熊野灘産個体では，同じ全長範囲のものについて雌雄差がはっきりしている。雌では $y=1.2506x-1.9420$ となり，Stage AP-II の全個体からえられた DH6 と計算全長340*mm*のところで交わり，雄の成長線は雌の成長直線の下側にあってそれとほぼ平行である。その相対

成長式は $y=1.4840x-2.6058$ で，小さな個体は DH15 の直線のほぼ延長上にある。DH7 の上にも減衰波状相対成長が見られる。これは真の鋸歯状（波状）相対成長でなく，採集季節が限られたために生じたものであろう。この波状形態は多分年級に関するものと思われ，著者はこれに見かけの波状相対成長という名を与えた。生殖腺の状態（雌）は成熟期に入ると $y=1.5411x-2.7351$ の相対成長式であたえられる。この結果 BW6α＜BW7α＜BW8α で BW9α の延長上に BW8α があり，伊勢湾産 Stage AP-II と熊野灘産個体の間には，成長にともなって上方に凹なる比増加曲線が推定される。

全長と臀鰭前端における体高との関係は，臀鰭前端の移動（前進），葉形幼生の体形が柳葉状であること，および全長の伸縮などに関係して複雑である。AH は全長の伸長にともなって測定値も大きくなり，変態期に入ってもその当初は大きな値をもつが，Stage IVになると小さな値をもつようになる。AH が最大体高（個体）と一致するのは Stages IIIからIVにかけてである。すでに葉形幼生の成長順位の項目で述べた通り，葉形幼生ははっきりした環が相対成長グラフ上に示されている。Stages II と IIIの一部がほぼ直線的な点のちらばりを示し，それは $y=3.4900x-6.3828$ であらわされる。Stages IV と V の一部から $-y=-2.7919x+4.7729$ という計算式が得られる。Stage IIIは直線式であらわせないが，その点のちらばりと Stage I から ρ-曲線で相対関係が示される。しかも AH1 と AH2 は θ が 74°01′ と 70°18′(250°18′) でほぼ平行している。これは BW/TL の場合と相似的である。シラス幼生が変態を完了するまでの相対成長式は $-y=-1.2239x+1.7048$ であり，これをさらに詳しく見ると，多少上方に凹の点のちらばりをしている。このことから Stages III〜VIIを1つの S-曲線として考えることができる。

稚魚と成魚第 I 期の大半の個体から得られた相対成長式は $y=1.2340x-1.7279$ であり，これを AH10 と AH11 どに分けることができる。点のちらばり方から，シラス幼生の比減少の状態と変態後の比増加の状態が完全に一致していることがわかる。計算式が両者の間でちがうのは，点の密度および計算の際の全長範囲のとり方のちがいに由来していると思われる。AH4あるいは AH11 と AH5($y=-2.0103x+4.8835$) とは計算全長109*mm* あるいは108 *mm* のところで交わる。この点は AH5 が PN-tachyauxesis であるから明らかに臨界点といえる。Stage AP-II になると $y=1.0753x-1.5337$ で PP-tachyauxesis となり，AH5 との交点も臨界点となる。Stage AP-II では AH6 の直線を軸として 6 直線が鋸歯状（波状）相対成長している。これらの 6 直線のうち AH12・AH14・AH16 は軸 AH6 と $\theta=45°00'$ にたいしていずれも PP-tachyauxesis を示し，AH13・AH15・AH17 はともに PP bradyauxesis である。

熊野灘産個体の相対成長を雌雄について比較すると，点のちらばりでは著しい差がない。比較的若い雄は同じ全長の雌よりも体高が低く，雄の最大個体では雌と同じになる。雌の相対成長式は $y=1.2318x-1.5337$，雄は $y=1.4556x-2.5182$ で両者の θ の差は 4°35′ である。AH7 にも波状相対成長らしいものが見られるが多分 DH7 と同様なものであろう。Stage AP-V を主体とした相対成長式は $y=2.1542x-4.5433$ である。臨界点 C 以後の相対成長は，AH6α＜AH7α＜AH8α という関係が示すように成長にともなって上方に凹な比増加曲線になる。



Fig. 50.

3) DW/TL および AW/TL (Figs. 51・52)

体巾も体高と同様に軀幹部の最も巾広い部分を測定するのが常識とされている。しかし体高の項目で述べたように，マアナゴでは背鰭と臀鰭の前端の体巾を測定するのが最もよい，また，幼生の成長順位のところでも述べたように体巾は測定誤差が大きく，しかも測定しにくい。したがって葉形幼生とシラス幼生について相対成長式を求めることは不可能である，DW/TL と AW/TL に関する相対成長曲線はそれぞれの成長順位の項目で推測した通りである。

変態後の DW/TL は稚魚と Stage AP-Ⅰ の大半を $y=1.7006x-2.7643$ の計算式であらわせるが，それよりも稚魚期を $y=0.1892x+0.0921$ の PP-bradyauxesis で， また Stage

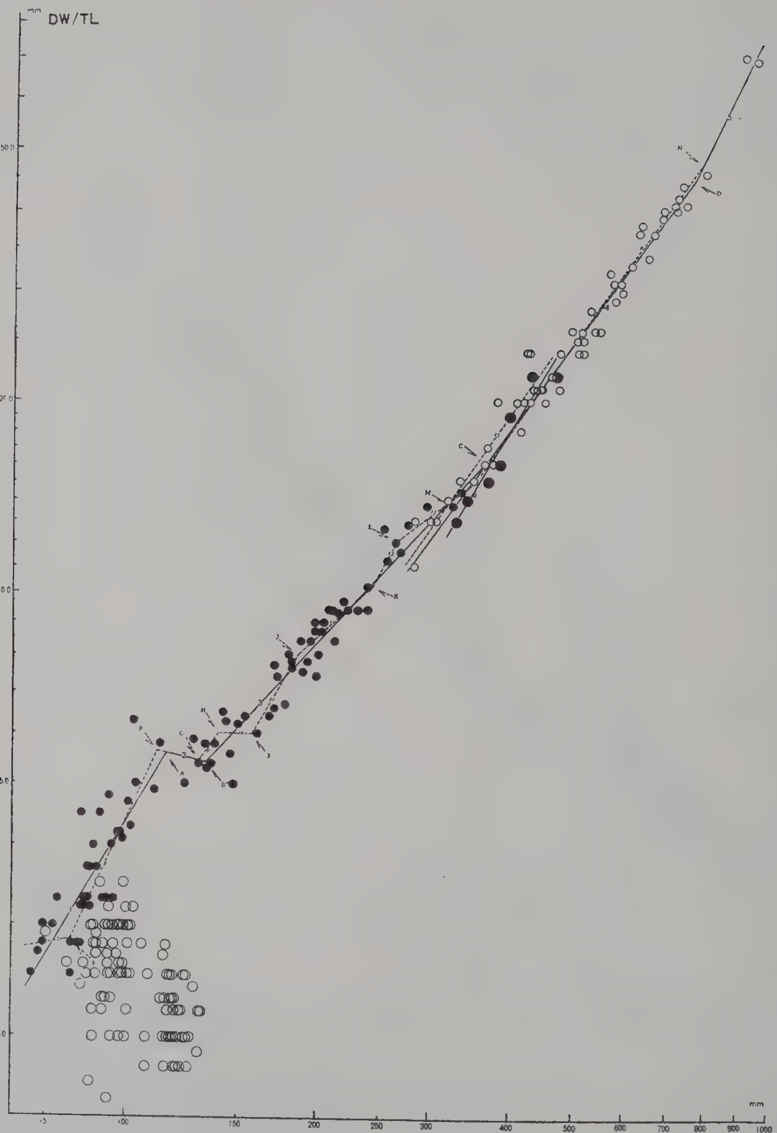


Fig. 51.

AP-I の大半を $y=2.2508x-3.8518$ の PP-tachyauxesis であらわした方がよいかもしれない。DW1 (DW8) は計算全長 113*mm* (108*mm*) で臨界点に達し，$y=-0.6410x+2.0432$の

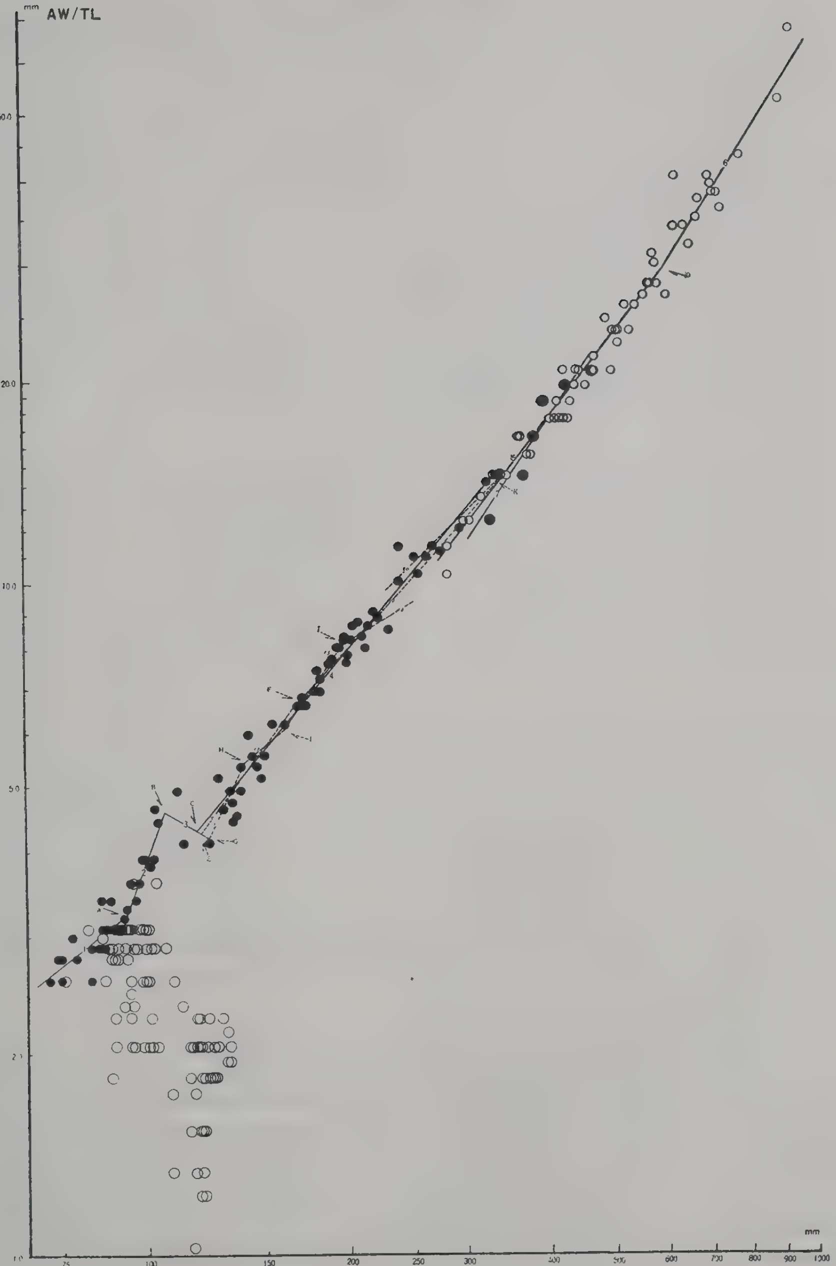

mm AW/TL
50.0
20.0
10.0
5.0
2.0
1.0
75
100
150
200
250
300
400
500
600
700
800
900
1000
mm

Fig. 52.

PN-bradyauxesis になる。この相対関係は計算全長 125mm で再び臨界点に達し， Stage AP-II になる。 Stage AP-II は $y=1.1070x-1.6204$ を軸としてその上を6直線が顕著な鋸歯状（波状）相対成長をしている。6直線のうち DW9・DW11・DW13 はいずれも PP-tachyauxesis で，それぞれの α の値は DW3 のそれよりも大きい。 DW10・DW12・DW14 ともに α の値が DW3 のそれよりも小さく， DW10 は PN-bradyauxesis, DW12 と DW14は PP-brdayauxesis である。 DW10 は点のちらばりから考えると当然 PP-bradyauxesis である。この相違は多分 DW10 の個体のえらび方が正しくなかったためであろう。

熊野灘産個体の相対成長を雌雄についてくらべると，若い雄は全長の同じ雌よりも体巾(DW) が狭い。しかし大きな個体では両者の間に差がない。したがって雄の θ は雌のそれよりも5°45′ 大きい。雌の相対成長式は $y=1.3407x-2.2109$ であり，完熟に近くなる。Stage AP-II 以後の相対成長系数をくらべると，DW3α<DW4α<DW5α という関係が見られ，成長にともなって，上方に凹な比増加曲線となることがわかる。DW14にも不明りょうであるが波状相対曲線が観察される。これは多分見かけの波状相対成長であろう。

変態後の AW/TL は稚魚と成魚になって間もない Stage AP-I の一部の個体から $y=0.7697x-1.0233$ の相対成長式で表わされる。これは PP-bradyauxesis であるが，計算全長 93.8mm の点で $y=2.7294x-4.8879$ となり PP-tachyauxesis にかわる。しかし，この状態は計算全長 107mm で臨界点に達し，それから $y=-0.5949x+1.8529$ の PN-bradyauxesis に急変する。この式の $|\alpha|$ の値は点のちらばりから見てさらに小さいと考えられ，PS-bradyauxesis にもっと近いものであろう。この相対関係も計算全長 119mm (124mm) で Stage AP-II になり， $y=1.1924x-1.8557$ を軸とする不明りょうな波状相対成長となる。

熊野灘産の雌は $y=1.2300x-1.9742$ で表わされ，計算全長の変曲点で $y=1.4993x-2.6971$ の相対成長直線にかわる。雄では DW/TL の場合とよく似ていて， 雌よりも θ が 4°55′ 大きい。 AW4 と AW5 は不連続であるが， AW4 が波状相対成長していると仮定したときに， AW10 と AW5 の間に変曲点が計算全長 350mm のところにできる。 Stage AP-II 以後の相対成長の変化は DW4α≦DW5α<DW6α となる。しかし，点のちらばりから DW4 が DW8・DW9・DW10 に3分割されるとした場合， DW8α>DW9α>DW10α<DW5α<DW6 となる。前者は成長にともなって上方に凹な比重増加曲線，後者は Stage AP-IIが上方に凸で Stage III 以後の上方に凹な，いわゆる逆 S-比増加線となる。点のちらばりから見ると後者の考え方の方が正確であろう。

4) HL/TL・SL/TL・ED/TL および PO/TL (Figs. 53・54・55)

全長と頭長あるいはその構成各部分長との相対成長は，頭部骨格の成長と相関的である。

葉形幼生の頭長は成長順位の結果からもわかるように全長の伸縮に関係なく伸長し，頭蓋の化骨が始まるシラス幼生の初期に僅かに短かくなる。そしてシラス幼生中期には頭長が伸長するが，末期には頭長の比増加率が多少低くなる。シラス幼生を一括して相対成長式を求めると $-y=0.3319x-1.6224$ であらわされる。しかしシラス幼生がこのような単純な形態変化をするとは考えられず，解剖学的な根拠からジグザグ相対成長をすることが認められる。

稚魚期は $y=2.0108x-2.7665$ の相対成長式であらわされ，計算全長 82.2mm で成魚第I

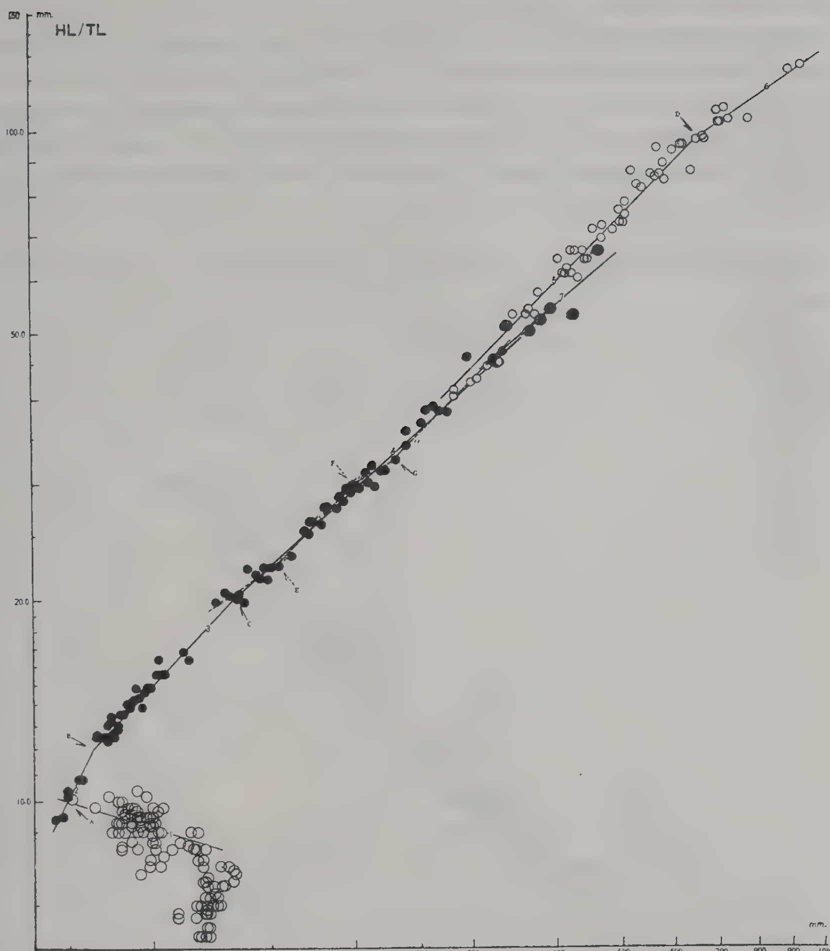


Fig. 53.

期になる。この変曲点から後は $y=1.0706x-0.9663$ で示され，Stage AP-II の成長式 $y=0.9143x-0.6374$ と変曲点 C で交叉する。 Stage AP-I は PP-tachyauxesis であり，Stage AP-II は PP bradyauxesis である。Stage AP-II は HL4 を軸とし，その上を波状相対成長しているが明りょうではない。

熊野灘産の雌には $y=1.0092x-0.8526$ の計算式があたえられ，θ が 45°16′ で PP-isauxesis である。伊勢湾産の Stage AP-II の相対成長式と不連続であるが，それは雌の若小個体が HL4 の延長にあって HL5 の全長範囲にある点のちらばりが，多少上方に凹なためである。雌は計算全長 634*mm* の変曲点で $y=0.7083x-0.0095$ となり，生殖腺の成熟にともない PP-bradyauxesis になる。雄はそれと全長の同じ雌の下にちらばり，伊勢湾産個体

の相対成長直線のほぼ延長上にある。

稚魚から雌の最大個体までの α の大きさをくらべると，HL2α>HL3α>HL4α>HL5α>HL6α で Stage AP-II と Stage AP-III との間に成長系の変化が見られる。すなわち，上記の α の大きさの変動からもわかるように，伊勢湾産個体群と熊野灘産個体群とがともに上方に凸な曲線であり，これらの2曲線の変曲点が Stage AP-II と Stage AP-III の間にできるのである。この変曲点は計算により得られなかったが，推定全長は 300～350*mm* の範囲内にあるだろう。

幼生の SL/TL の変化をグラフから判断すると，全長の伸縮にかかわらず吻長は伸長し，

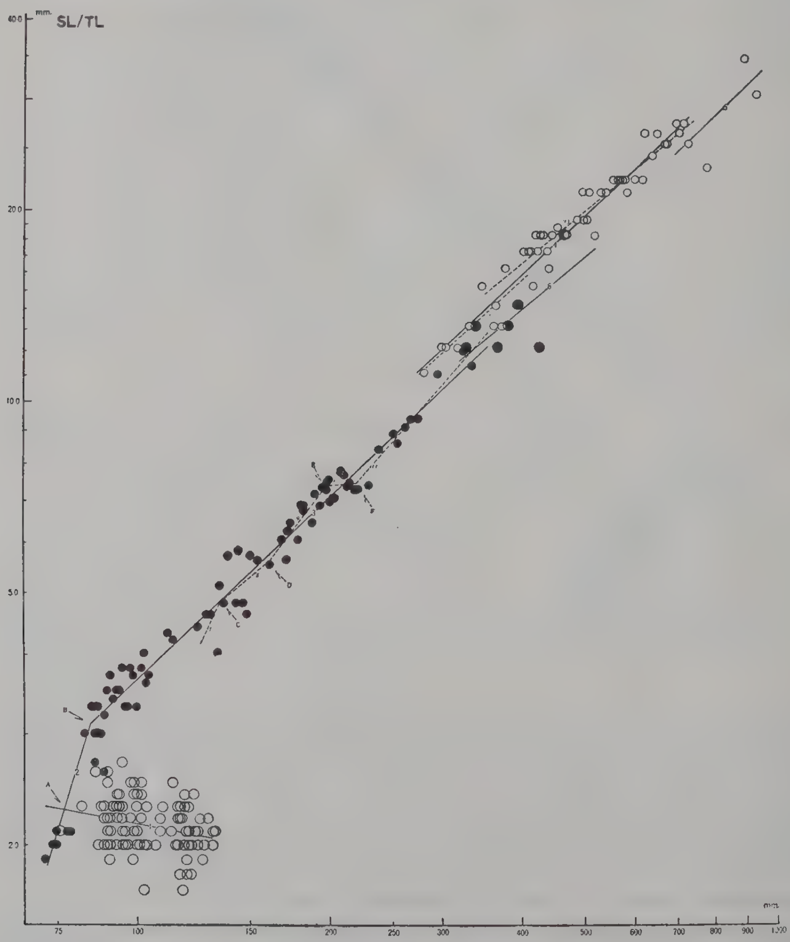


Fig. 54.

その個体変異も大きいと思われる。その上，測定誤差の影響が大きいから，幼生の成長順位で述べられたような複雑な変化を知ることができない。シラス幼生を一括して相対成長式を求めると $-y=0.1980x-0.7295$ になる。しかし幼生の成長順位の結果からこの傾向はあまり意義がなく，変態期の相対成長はジグザグ形と考えた方がよいだろう。

稚魚の SL/TL は $y=3.3865x-6.0249$ で PP-tachyauxesis 相対成長をする。これは変曲点 B（計算全長83.8*mm*）で成魚の Stage AP-Ⅰ と AP-Ⅱ に共通な成長式 $y=0.9472x-1.3335$ の直線と交わる。Stage AP-Ⅱ には SL3 を軸とする鋸歯状（波状）相対成長が見られる。

熊野灘産個体群の雌雄差は同じ全長範囲の点のちらばりと計算式からはっきりと認められる。すなわち，雄の相対成長線は雌のそれの下側にそれとほぼ平行している。雌の相対関係は $y=0.9222x-1.2030$ であらわされ，生殖腺の発達した個体では $y=0.9421x-1.2998$ となる。また前者 SL4 は SL12 と SL13 に分けて考えることもできる。しかし，伊勢湾産個体から得られた SL3 と熊野灘産雌の SL4，さらに SL4 と SL5，あるいは SL3・SL12・SL13 お

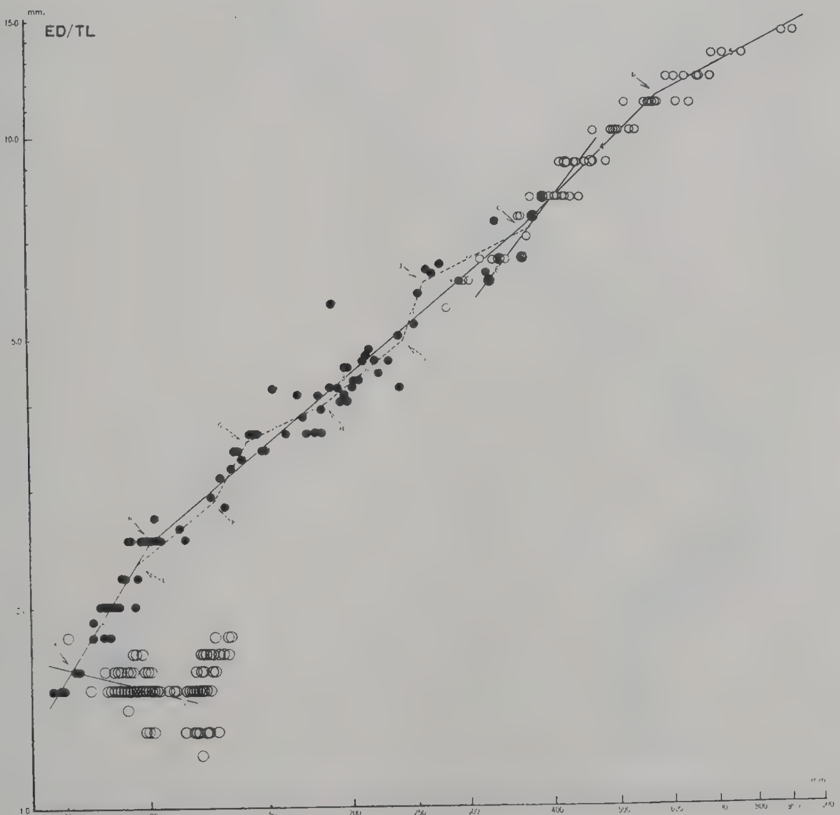


Fig. 55.

よび SL5 の間はいずれも不連続の成長線である。不連続になった理由としては，熊野灘産雌個体の相対成長曲線が上方に凸であること，および計算上の個体範囲のとり方が適当でなかったことがあげられる。したがって伊勢湾産個体群と熊野灘産個体群の雌では成長線はともに上方に凸であって，推定される 2 曲線の変曲点が両個体群の重なりあう全長範囲付近にあるといえよう。

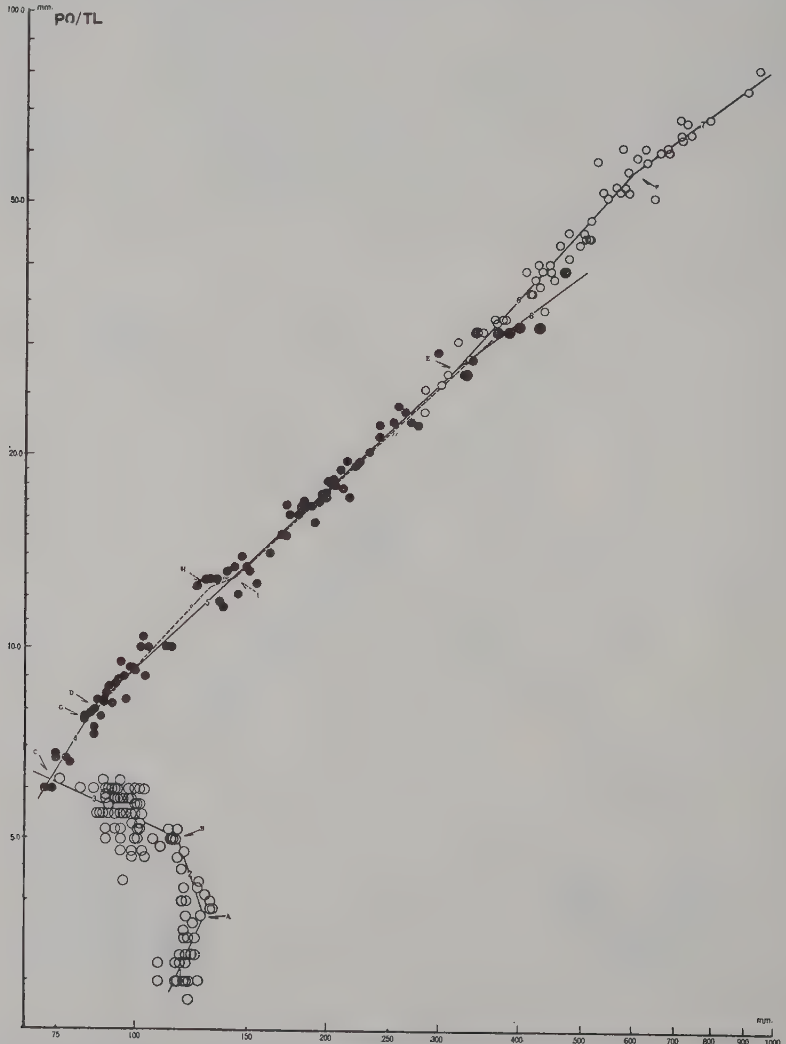


Fig. 56.

幼生の ED/TL に関しては幼生の成長順位を参考にしてはっきりした傾向を見い出せない。シラス幼生を一括して成長式を求めると $y=0.2778x-0.7326$ なる関係式がえられる。

稚魚と Stage AP-I の前半の個体の相対成長式は $y=1.5901x-2.7919$ で，PP-tachyauxesis である。Stage AP-I の後半から Stage AP-II までは $y=0.8229x-1.2536$ で，PP-bradyauxesis であり，ED2 と ED3 の変曲点の計算全長は 101*mm* である。ED3 を軸とする鋸歯状（波状）相対成長は不規則でしかも顕著でない。

熊野灘産の雌は $y=0.9643x-1.6132$ の相対成長式であらわされる。生殖腺が成熟し始めると $y=0.5184x-0.3791$ になり θ が著しく小さくなる。雄は $y=1.2639x-2.3947$ の相対



Fig. 57.

成長式であらわされ，同じ全長の雌よりも θ が 7°41′ 大きい。稚魚から雌の最大個体までの α の大きさには ED2α>ED3α<ED4α>ED5α という変化が見られ，伊勢湾産個体群と熊野灘産個体群とがそれぞれ上方に凸な相対成長曲線を形づくっていて，両曲線の変曲点の計算全長は 349*mm* である。

伸長期幼生の PO/TL は $y=2.0680x-3.7926$ の相対成長式であらわされる。また変態期の葉形幼生では $-y=3.4417x-7.7850$ となり，臨界点の計算全長は 123*mm* である。シラス幼生を一括した相対成長は $-y=0.4585x-1.6486$ であらわされ，シラス幼生の成長順位の結果からもわかるように，明りようなジグザグ状を呈する。

稚魚期の相対成長式は $y=1.6378x-2.2624$ で PP-tachyauxesis である。Stages AP-Ⅰ および AP-Ⅱは PP-bradyauxesis で $y=0.9490x-0.9323$ の相対成長をする。稚魚と成魚の変曲点は計算全長 85.3*mm* の点である。PO5 は PO9•PO10•PO11 の3直線にわけることができる。この場合 PO4 と PO9 との交点の計算全長は 83.5*mm* になる。

熊野灘産の雌の成長は $y=1.1154x-1.3460$ で，生殖腺が発達しはじめてからは $y=0.7426x-0.3104$ で表わされる。PP-tachyauxesis から PP-bradyauxesis にうつる点の計算全長は 601*mm* である。雄の θ は同じ全長範囲の雌のそれにくらべて著しく小さい。雄の成長式は $y=0.7479x-0.4279$ である。PO6 と PO7 の θ の差は 11°31′，PO6 と PO8 の θ の差は 11°19′ で，PO7 と PO8 はほぼ平行している。このことと雄が先熟という事実との間には重大な関係があるといえよう。しかも，PO5 と PO6 との変曲点（計算全長 306*mm*）と，PO5 と PO8 との変曲点（計算全長322*mm*）は著しい差がないから，性徴としての形態的な分枝点もこの付近にあると考えられる。稚魚から雌の最大個体までの間に，α の大きさは PO4α>PO5α<PO6α>PO7α という順序に変化する。したがって上述の変曲点 E は伊勢湾産個体群の上方に凸な成長線と熊野灘産個体群の雌の同様な成長線との谷にあたる。

以上のように HL/TL•SL/TL•ED/TL および PO/TL は相対成長に関する多くの点で共通した成長の形式を示している。

5) DA/TL•SD/TL および SA/TL (Figs. 57•58•59)

これらの相対関係はいずれも全長と鰭の位置をあらわす長さについて示したものである。

葉形幼生の DA/TLでは成長順位の項目で述べたようにその相対変化の経過がよくわからない。シラス幼生の初期から中期にかけては $-y=-2.2250x+3.1779$ の相対成長をする。中期から後期にかけて $-y=-0.8155x+0.3791$ となり，両者の変曲点は 96.8*mm* の計算全長で示される。前者は NN-tachyauxesis で後者は NN-bradyauxesisである。伊勢湾および熊野灘産の成魚の全個体を一括してえられる相対成長式は $y=1.0597x-0.8515$ である。しかし，成魚の全期間を通じて DA/TL は完全な1本の直線であるとはいえない。伊勢湾産個体群と熊野灘産個体群では各相対成長線がわずかに上方に凸である。前者の相対成長線は稚魚と Stage AP-Ⅰ をふくむ直線と，Stage AP-Ⅱ をふくむ直線に分けることができる。稚魚と Stage AP-Ⅰ の相対成長式は $y=1.2247x-1.1823$ であり，Stage AP-Ⅱ のそれは PP-isauxesis で $y=1.0090x-0.7310$ である。熊野灘産個体群では上方に凸な線形は非常にわずかであって，それを細分する必要がなく，その成長式は $y=1.0893x-0.9326$ である。また雌雄差も認められない。

伸長期幼生の SD/TL の相対成長式は $y=1.2563x-0.7525$ であり，変態期幼生のそれは

$-y=-7.6500x+14.2211$ である。この両者は臨界点（計算全長128mm）で交叉する。順位相関の結果をまつまでもなく SD/TL の相対変化ははっきりしている。その相対成長式は Stage Ⅳの数個体とシラス幼生の中期の一部までが $-y=-2.8751x+4.4796$, シラス幼生の中期から後期にかけては $-y=-0.9828x-0.7304$ であらわされる。これらの θ の大きさから変態完了までの相対成長は T-曲線型である。シラス幼生と稚魚および Stage AP-Ⅰ の間には不明りょうであるが環形成が見られる。

稚魚と Stage AP-Ⅰ とから相対成長式 $y=1.2966x-1.3196$ がえられる。Stage AP-Ⅱ では $y=0.9608x-0.6319$ の相対成長軸上を鋸歯状（波状）に変化する相対成長が見られる。SD5 は PP-tachyauxesis であり，SD6 は PP-bradyauxesis をする。この両者の変曲点の計算全長は 112mm である。しかし，SD5 と SD9 (Stage AP-Ⅱ の最も全長が短かい計算群) との変曲点は計算全長 125mm のところにある。



Fig, 58.

熊野灘産個体群の雌の相対成長式は $y=0.9924x-0.6806$ であり，雄のそれは $y=0.7284x-0.0318$ である。雌の θ は雄のそれよりも大きく，PP-isauxesis である。雌雄の分枝点の計算全長は 287*mm* である。熊野灘産全個体の相対成長線と伊勢湾産 Stage AP-II のそれとは交叉しない。しかし，熊野灘産の Stage AP-III を主体とする相対成長線 SD14 は SD6 と交叉する。SD/TL に関しても DA/TL と同様に伊勢湾個体群と熊野灘個体群の雌の相対成長線はそれぞれわずかに上方に凸の傾向をもっている。

SA/TL の相対成長線は幼生・稚魚・成魚を通じて SD/TL のそれに非常によく似ている。しかし SD/TL のそれよりもむしろ単純であること，シラス幼生・稚魚・成魚の間に環というほどのものが見当らないこと，Stage AP-IIに鋸歯状（波状）相対成長というべきものがないこと，および雌雄差がないことなどでそれと相違する。

伸長期幼生の相対成長式は $y=0.8642x+0.2562$ であり，変態期幼生のそれは $-y=-4.3167$



Fig, 59.

$x+7.0773$ で，両者の間に計算全長 130*mm* の臨界点がある。変態完了までの相対成長式 SA2・SA3・SA4 の $|\alpha|$ の大きさは徐々に減少する。それゆえ変態完了までの幼生の AS/TL は *T*-曲線であらわされる。

稚魚と Stage AP-Ⅰ の相対成長は $y=1.2415x-0.9128$ の計算式であらわされ，計算全長 120*mm* の変曲点で Stage AP-Ⅱ にかわる。Stage AP Ⅱ は PP-isauxesis で，計算式は $y=0.9823x-0.3740$ である。熊野灘産個体に雌雄差がないことはすでに述べた通りであるが，全長 470*mm* までの相対成長式は $y=1.0794x-0.6084$ であり，Stage AP-Ⅱ の相対成長線と計算全長 327*mm* の点で交わる。また全長490*mm* 以上の全個体の相対成長式は $y=0.9942x-0.3744$ で，PP-isauxesis である。これらの α をくらべると SA5α>SA6α<SA7α>SA8α という関係があって，変曲点 F の付近を境に伊勢湾個体群の成長系と熊野灘個体群のそれとをわけることができる。

6) CL/TL (Fig. 60)

葉形幼生の尾部は全長の伸縮にかかわりなく伸長する。伸長期幼生の CL/TL は $y=11.6782x-23.1005$ 変態期の葉形幼生のそれは $y=11.0509x-24.5154$ で表わされる。両者の臨界点の計算全長は 125*mm* である。この両式はそれぞれ Stage Ⅱ および Stage Ⅳ から求めたものであって， Stage Ⅲ がふくまれていないために臨界点の計算全長が幼生としての最大全長より小さな値で示されたものだろう。シラス幼生の中期および末期の個体を主体として得られた相対成長式は $y=-0.7840x-0.2319$ である。このグラフ上にはあらわれていないが，シラス幼生の成長順位にあらわれた Stages Ⅴ・Ⅵ・Ⅶ の点のちらばりから考えて，相対成長曲線の線形はジグザグ状のものといえよう。シラス幼生の点のちらばりと，変態後の点のちらばりとはほとんど一致している。このことは全長の伸縮にともなう尾部長の比増加率と比減少率が一致しているといえる。稚魚と Stage AP-Ⅰ の相対成長式は $y=0.8615x+0.0749$ であり， Stage AP Ⅱ 以後は $y=0.9761x-0.1567$ である。前者は PP-bradyauxesis であり，後者は PP isauxesis である。両者間にある変曲点の計算全長は105*mm* である。

もし，Stage AP-Ⅲ 以後のすべての点のちらばり（熊野灘産の全個体）を無視して Stage AP-Ⅱ だけの相対成長直線を独立して考えれば，Stage AP-Ⅱ と稚魚および Stage Ⅰ との交点の計算全長は 121*mm* となる。その成長直線には雌雄差が見られない。このグラフ中には尾端を欠失し再生した個体が数例含まれているが，いずれも相対成長直線からはなれていない。また，このような事実に加えて，ある全長（約150*mm*）に達した後は個体の尾係数が一定している。尾係数が分類学上にも重要視される理由はここにある。

7) PL/TL (Fig. 61)。

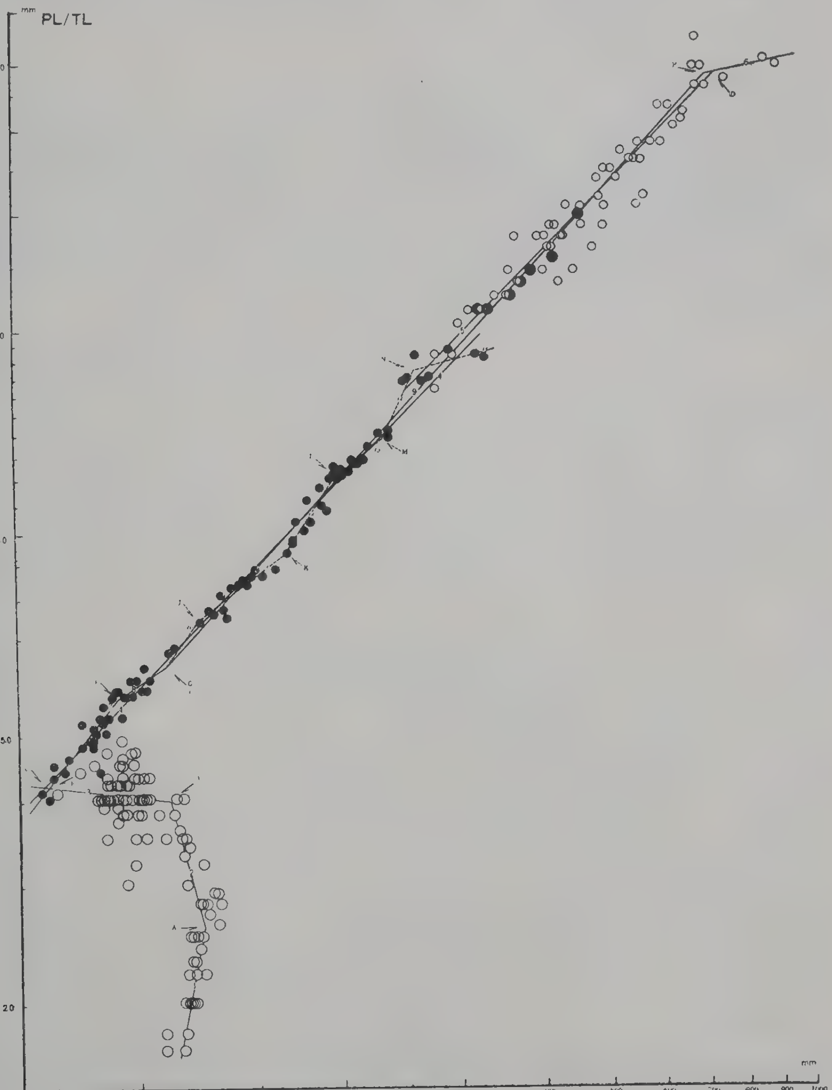
伸長期幼生の PL/TL の相対成長を計算式で示すと $y=4.8308x-9.7228$ となり，変態期幼生のそれは $y=4.6917x-10.2142$ で示される。この両式から臨界点の計算全長が得られる。この値は 124*mm* であって最大全長より非常に小さい値である。その理由は CL/TL の場合と同じである。シラス幼生を一括して相対成長式を求めると $y=0.1268x-0.8598$ となり PL2 との変曲点の位置も満足されるが，シラス幼生の成長順位から考えて明らかにジグザグ状の相対成長をするから，このような計算式の意義は疑問である。

稚魚から Stage AP Ⅱ までは $y=1.0071x-1.2484$ の相対成長をする。θ の大きさから


CL/TL
mm
500
200
100.0
50.0
20.0
10.0
75
100
150
200
250
300
400
500
600
700
800
900
1000
mm

Fig, 60.

この期間は PP-isauxesis であり，しかもこの成長式を軸としてその上を PL7・PL8・PL10・PL11・PL12・PL13・PL14 および PL15 の 8 直線による鋸歯状（波状）相対成長が見られる。このうち PL7・PL10・PL12 および PL14 は PP-tachyauxesis であり，PL8・PL11・PL13・PL15 はともに PP-bradyauxesis である。熊野灘産個体群の相対成長式は $y=0.9789x-1.1531$ で，θ の大きさから PP-isauxesis といえる。したがって PL4 と PL5 は平行していて

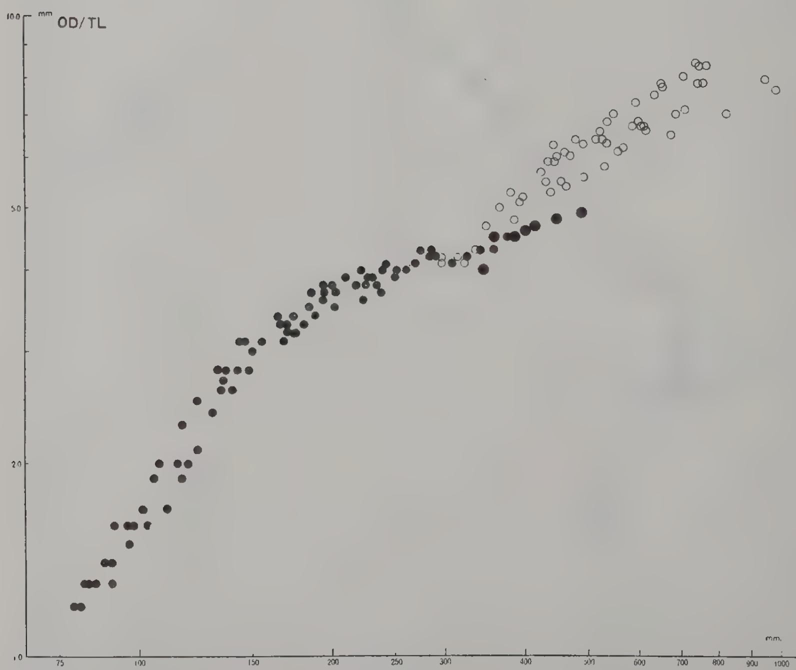


Fig, 61.

交わらない，完熟近い雌の相対成長式は $y=0.1897x+1.1220$ で，PL5 と計算全長764*mm*で交わる。なお，PL/TL には雌雄差が見られない。仮に，Stage AP Ⅱ 以降の個体について（完熟に近い2個体を除いて）相対成長式を求めると $y=1.0520x-1.3506$ となり，稚魚と成魚第Ⅰ期および完熟近い2個体以外の全個体にほぼあてはまる直線が得られる。この場合，稚魚と Stage AP-Ⅰ の前半の相対成長式は PL7 で示される。Stage AP-Ⅰ の後半は $y=0.6429x-0.5187$ で表わされる。この PL8・PL9 との変曲点の計算全長は 108*mm* であり，PL9 と PL6 とのそれは 737*mm* である。

8) OD/TL (Fig. 62)

全長と耳石の長径とは，両対数グラフを用いても直線に回帰しなかった。伊勢湾産個体の OD/TL は完全なS-曲線をえがき部分的にも直線として考えることができない。熊野灘産の雄のそれは伊勢湾産の S-曲線のほぼ延長上にちらばる。また雌の θ は雄のそれよりも大きく，熊野灘産個体のみで S 曲線を示し，若少個体は伊勢湾産個体群の S-曲線の一端にあり，ほぼその部分で雌雄差があらわれる。さらにグラフがよく示しているように伊勢湾産個体群と熊野灘産個体群の相対成長曲線の線形はそれぞれ上方に凸な曲線であって，両個体群の曲線の変曲点は全長約 300*mm* 前後のところにある。

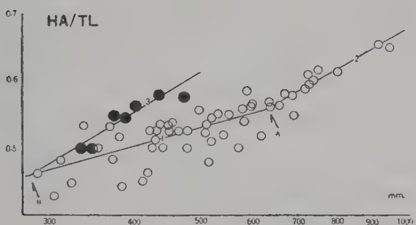


Fig, 62.

9) HA/TL (Fig. 63)

HA/TL のグラフの Y 軸は等分目盛であり，x 軸は対数目盛を用いた．なお HA/TL は雌雄差を比較するのが目的であったから，熊野灘産個体についてのみしらべた。

生殖腺の発達していない雌の相対成長式は $Y=0.2816x-0.2279$ であり，発達しはじめると $Y=0.5790x-1.0576$ となり，θ が著しく大きくなる。この変曲点の計算全長は616mmである。雄の相対成長式は $Y=0.5781x-0.9486$ で，θ は 30°02′ であって生殖腺の発達しつつある雌のそれと全く同じ（30°04′）大きさである。すなわち，雄先熟という事実から考えて，生殖腺の発達と θ の大きさが雌雄について一致すると推定される。さらに雄と雌の相対成長直線の分枝点の計算全長は 270mm であるから，その時期から頭部骨格の第 2 次性徴が分化しはじめるといえる。



Fig, 63.

10) 相対成長線の線形の共通点と特徴

相対成長グラフに見られる幼生期の成長線の線形は 2 大別できる。その一つは T-あるいは ρ-曲線をあらわすもので，前者にぞくするものに SD/TL と SA/TL があり，後者には BW/TL と AH/TL がある。この両者の中間的なものとしては DH/TL があり，DA/TL はこれらに似た傾向がある．これらの線形をあらわすものでシラス幼生・稚魚・Stage AP-Ⅰの間に環形成するものとして DH/TL があげられ，BW/TLとSD/TL も多少その傾向がある．AH/TL・DA/TL・SA/TL にはそのような傾向がなく，増加勾配と減少勾配の成長線がほぼ重なりあっている。変態期に全長が短縮するのにともなって部分長も短かく（小さく）なる場合には T-あるいは ρ-曲線となる。

他の一つはジグザグ曲線あるいは逆 T-に近い線形の相対関係のもので，DW/TL・AW/TL・HL/TL・SL/TL・ED/TL・PO/TL・PL/TL および CL/TL がこれに属する．これらのうちで CL/TL はシラス幼生期のジグザグ曲線が相対成長グラフ上にあらわれていない．また，DW/TL・SL/TL および ED/TL ではグラフ上にはっきりとした線形が見られない。この複雑なジグザグ相対成長が変態中に行なわれる証拠として，すでに述べたシラス幼生の成長順位の結果とともに HL/TL・PO/TL・PL/TL の線形の相似があげられる．すなわち，葉形幼生の末期（Stage Ⅳ）に全長に対して部分長が増加する場合に，その増加量は徐々に少なくなり，ときには負の値を示すこともある．そのような変化を示す曲線の延長上にはシラス幼生初期 (Stage Ⅴ) がある．さらに変態が進行して Stage Ⅵ になるまで，部分長は著しく増加する．しかし，変態末期および変態完了直後では部分長の増加はない．以上のことから，相対成長線の線形を推定するとそれは上述のようなジグザグ形になり，その最も顕著な例が HL/TL・PO/TL および PL/TL に見られるのである．この三つの相対関係の全長にたいする部分長はいずれも骨格や骨質の成長と直接的な関係をもっている．

稚魚と成魚の相対成長線はその線形から 3 大別される．それらは 1) Stage AP-Ⅱ 以後がほぼ直線，2) Stage AP-Ⅱ 以前と Stage AP-Ⅲ以後がそれぞれ上方に凸な曲線からなるい

わゆるかもめ型（︵︵）線形，3) Stage AP-II 以後がほぼ上方に凹な曲線である。

1)に属するものはいずれも全長と，背鰭または臀鰭の前端の位置を示す部分の長さとの相対成長関係，つまり DA/TL・SD/TL・SA/TL および CL/TL である。これらのうちで CL/TL 以外は多少 2) の傾向が見られる。そのほかに SD/TL は Stage AP-II に鋸歯状（波状）相対成長をする傾向があるし，Stage AP-III 以降に雌雄差が認められる。

2)に属するかもめ型の線形をもつものは，シラス幼生のときジグザグ状成長するものであって，HL/TL・SL/TL・ED/TL・PO/TL・PL/TL および OD/TL（耳石の長径/全長）などが，これに属する。これらは稚魚期における θ がいずれも PP-tachyauxesis を示し，生殖腺が完熟に近づいたものでは θ が PP-bradyauxesis になるかあるいはその傾向を持つことが推定される。Stage AP II では顕著な鋸歯状(波状)の相対成長をし，ED/TL と PL/TL を除けばその他の形質では雄の相対成長線が同じ全長範囲の雌のそれの下側にあって，θ も前者の方が小さい。しかも HL/TL と PO/TL では雌の完熟に近い個体の θ と雄のそれがほとんど同じ値を示している。すなわち，この両者の相対成長線は互に平行な関係をもっているといえる。このような現象は HA/TL にもはっきり現われている。

3)に属するものは全長と体重，体高あるいは体巾との相対関係，すなわち，BW/TL・DH/TL・AH/TL・AW/TL である。これらではいずれも Stage AP-I 以前の成長系と Stage AP-II 以後の成長系が著しく相違し，Stage AP I と Stage AP II との間に 2 つの臨界点，または明りょうな変曲点をもっている。この二つの臨界（変曲）点の間の θ は PN-bradyauxesis か，それに値するような PP-bradyauxesis を示している。また BW/TL 以外のものでは，稚魚期の θ はいずれも PP-bradyauxesis である。Stage AP-II における鋸歯状（波状）相対成長はいずれも顕著であり，Stage AP-III 以後に見かけの波状相対成長が見られる場合も多い。同じ全長範囲の雌雄の差は DH/TL にだけ見られる。

第3節 考　　察

相対成長を実測値のまま等分目盛のグラフの上にあらわすと一般に抛物線や S-曲線になり，これらを対数グラフ上にうつすと直線的回帰をし，1 直線あるいは数個の変曲点をもつ直線の連りとしてあらわされる。

複雑な相対成長が考えられるとき，数学的な方法を用いて使用個体の成長順位を検討した例は全くない。著者が利用した Spearmann の順位相関法は非常に良好な結果を示したが，同一群中の 1 個体が非常にはなれて他群中にあった例もある。この原因は個体差が大きいときに生ずるばかりでなく，相対関係値をすぐに順位におきかえたために生じたとも考えられる。この弊害を防ぐためには，群別に必要な函数を求めて補正したりしなければならないだろう。しかし現状では個体差や測定誤差に，このような応用数学を導入することは困難であろう。葉形幼生およびシラス幼生の成長順位の決定法が有意義であることは，順位の決定要因と全く関係のない相対成長グラフの点のちらばりが，互に相関性をもっていることにより証明される。また，葉形幼生の成長順位の結果を別の個体にあてはめて，全長と筋節数の相対関係をしらべると，順位相関という数学的処理が生物学的な変化によってうらづけられていることがわかる。

成長の過程に急激な成長系の変化があることは，HUBBS・WHITLOCK (1929) が *Dorosoma*

cepedianum の稚魚から成魚になるとき認めている。 FORD (1930) と HUXLEY (1931) は *Clupea harengus* の形態変化について述べ，変態期の相対成長線に顕著な屈折点があることを指摘している。DAY (1941) は *Salvelinus fontinalis* の相対成長が孵化のときに変曲点をつくると報告している。 DESBROSSE (1935) は *Mullus barbatus*, HAMAI (1941) は *Cyprinus carpio*, NEEDHAM (1935), HAMMET・HAMMET (1939), および HUGGINS・THOMPSON (1942) は，数種の *Lepisostens*属の魚類について各部分の相対成長をしらべ二つの変曲点があると論じている。 DESBROSSE (1935) や HAMAI (1941) はこの二つの変曲点が生殖腺発達のはじめと性的成熟のときであると述べ， NEEDHAM (1935) は第1の変曲点が化骨に関係し，第2の変曲点が性的成熟に相当するとしている。 MOTTLEY (1936) は *Salmo kamloops* の成長線の傾斜が変化する部分と性的成熟とが一致すると述べている。 MARTIN (1949) は実験的な研究から孵化・変態・化骨・性的成熟のときに変曲点ができることを認めた。

著者が用いた材料——マアナゴ——が他の魚類では余り見られない終生一次卵しかもたないという点で，上述の報告と相違する点がすくなくない。一般に本種では相対変化が複雑であるといえる。Tab. 26 に示す変曲点や臨界点の共通性について述べると， i は変態期に入る臨界点である。計算全長が小さい PO/TL・CL/TL および PL/TL の値は Stage Ⅲ に関係なく伸長期幼生と変態期の葉形幼生から求めたものである iv はシラス幼生を一括して求めた成長線と稚魚期の成長線との間の臨界点である。 i と iv は全長の伸縮により生ずる臨界点であるが， iv には成魚として臓器を質的にととのえ，化骨も形態的に完成している。ii は変態期幼生とシラス幼生を一括あるいは部分的にあつかった両者間の変曲点であり，iii はシラス幼生中期の変曲点である。これらの相対成長を直線で単純にあらわすことが無理なのであって，変曲点の計算全長が生物学的に大きな意味を持っていない。点のちらばりの上からいえば，Stage Ⅴになって急激に化骨と臓器分化が進み，その点でジグザグ成長線が有意義な線形となる。稚魚と Stage AP-Ⅰ との間の変曲点 v の計算全長は飼育実験の結果とほぼ一致している。したがって，この変曲点を境に化骨が形態的な完成から質的な完成にうつる。

vi は Stage AP-Ⅰ に見られる変曲点でその生物学的な意味が明らかでない。 vii と viii の両臨界点は Stage AP-Ⅰ と Stage AP-Ⅱ の間にしばしば見られる PN-bradyauxesis を示す部分の両端にある。月別全長組成 (Tab. 15) に見られる全長範囲 (100～120*mm*) から推して，これが見られるのが夏であり，しかも全長の伸長が最もかんまんな時期に一致する。さらにこの季節は耳石の第1透明帯の形成期にあたり，非常に重要な生物学的な意義をもっている。 ix から xv までは Stage AP-Ⅱ に見られる鋸歯状（波状）相対成長の変曲点，あるいは鋸歯状（波状）相対成長を考えに入れなかったときの変曲点である。前者についてはそれぞれの変曲点の計算全長がほぼ一致しているから，認められるべきで，耳石における透明帯の形成時期と一致するから多分骨質の成長の遅速や増肉の季節的周期と関係あるものだろう。疑年輪の形成は xii と xiii の間に行なわれるから， ix と x の間の PP-bradyauxesis が不透明帯中に形成される巾狭い透明輪でないかと推定される。 xvi 以後の PP bradyauxesis は外洋などの深海へ移行する時期と推定される。このような鋸歯状（波状）相対成長については全く知られていない。吉原 (1949) はカワマスの体長に関する絶対成長をグラフに示しているが，それは波状成長していると考えられる。また松井 (1952) は

Table 25. Results of calculation of total length at the inflectional or critical points in the relative growth. CM, indication marks of inflectional or critical points; FC, combination of formulae; CP, calculated total length of infrectional or critical points.

CM	FC	CP		CM	FC	CP		CM	FC	CP	
		log TL	TL mm.			log TL	TL mm.			log TL	TL mm.
					BW/TL						
A	2— 3	1. 9666	92. 6	B	4— 5	2. 0338	108	C	5— 6	2. 0866	122
D	6— 7	2. 4207	263	E	7— 8	2. 8719	745	F	5— 9	2. 0950	125
G	9—10	2. 1452	140	H	10—11	2. 1948	157	I	11—12	2. 2923	196
J	12—13	2. 3659	232	K	13—14	2. 4205	263	L	7—15	2. 8840	766
					DH/TL						
A	2— 3	1. 9811	95. 8	B	3— 4	1. 8870	77. 1	C	4— 5	2. 0321	108
D	5— 6	2. 0863	122	E	6— 7	2. 5312	340	F	7— 8	2. 7301	537
G	5—10	2. 0962	125	H	10—11	2. 1550	143	I	11—12	2. 1962	157
J	12—13	2. 2681	185	K	13—14	2. 3362	217	L	14—15	2. 4301	269
M	15—16	2. 4884	308	N	16—17	2. 6216	419	O	17—18	2. 6930	493
P	19—20	2. 5698	371	Q	20—21	2. 6111	408				
					AH/TL						
A	2— 3	1. 9567	90. 5	B	4— 5	2. 0379	109	C	5— 6	2. 0797	120
D	6— 7	2. 5272	337	E	7— 8	2. 8340	682	F	3—10	1. 8832	76. 4
G	10—11	1. 9036	80. 1	H	11— 5	2. 0331	108	I	5—12	2. 0942	124
J	12—13	2. 1391	138	K	13—14	2. 1930	156	L	14—15	2. 2925	196
M	15—16	2. 3523	225	N	16—17	2. 4287	268	O	18—19	2. 5546	359
P	19— 8	2. 8199	661	Q	20—21	2. 5727	374	R	21—22	2. 6104	408
					DW/TL						
A	1— 2	2. 0531	113	B	2— 3	2. 0959	125	C	3— 4	2. 5267	336
D	4— 5	2. 8666	736	E	7— 8	1. 9130	81. 9	F	8— 2	2. 0385	109
G	2— 9	2. 0927	124	H	9—10	2. 1459	140	I	10—11	2. 1991	158
J	11—12	2. 2743	188	K	12—13	2. 3815	241	L	13—14	2. 4195	263
M	14—15	2. 4970	314	N	16— 5	2. 8776	754				
					AW/TL						
A	1— 2	1. 9720	93. 8	B	2— 3	2. 0277	107	C	3— 4	2. 0750	119
D	5— 6	2. 6844	484	E	3— 8	2. 0823	121	F	8— 9	2. 2305	170
G	3—11	2. 0939	124	H	11—12	2. 1461	140	I	12—13	2. 2033	160
J	13—14	2. 2942	197	···	10— 5	2. 5436	350	K	9— 7	2. 5292	338
					HL/TL						
A	1— 2	1. 8734	74. 7	B	2— 3	1. 9147	82. 2	C	3— 4	2. 1043	127
D	5— 6	2. 8019	634	E	8— 9	2. 1658	147	E	9—10	2. 1769	150
F	10—11	2. 2900	195	G	11—12	2. 3106	205				
					SL/TL						
A	1— 2	1. 8843	76. 6	B	2— 3	1. 9223	83. 8	C	7— 8	2. 1294	135
C	16—17	2. 1542	143	D	8— 9	2. 2101	162	D	17— 9	2. 1960	157
					ED/TL						
A	1— 2	1. 8734	74. 7	B	2— 3	2. 0051	101	C	3— 4	2. 5431	349
D	4— 5	2. 7677	586	E	2— 7	1. 9843	96. 5	F	7— 8	2. 0989	126
G	8— 9	2. 1497	141	H	9—10	2. 2707	187	I	10—11	2. 3871	244
J	11—12	2. 4179	262								

CM	FC	CP		CM	FC	CP		CM	FC	CP	
		log TL	TL mm.			log TL	TL mm.			log TL	TL mm.
PO/TL											
A	1—2	2.1013	123	B	2—3	2.0570	114	C	3—4	1.8657	73.4
D	4—5	1.9310	85.3	E	5—6	2.4862	306	E	5—8	2.5082	322
F	6—7	2.7779	601	G	4—9	1.9206	83.3	H	9—10	2.1174	131
I	10—11	2.1476	141								
DA/TL											
A	1—2	1.9857	96.8	B	2—3	1.9345	86.0	C	4—5	2.0923	124
D	5—6	2.5106	324	…	2—4	1.9629	91.8				
SD/TL											
A	1—2	2.1065	128	B	2—3	2.0401	110	C	3—4	1.9813	95.8
D	4—5	1.8776	75.4	E	5—6	2.0479	112	F	7—8	2.4576	287
G	5—9	2.0955	125	H	9—10	2.1758	150	I	10—11	2.2837	192
J	11—12	2.3372	217	K	12—13	2.4073	256	L	6—14	2.2933	197
M	14—15	2.6558	453								
SA/TL											
A	1—2	2.1131	130	B	2—3	2.0059	101	C	3—4	1.9754	94.5
D	4—5	1.9212	83.4	E	5—6	2.0787	120	F	6—7	2.5140	327
G	7—8	2.7465	558								
CL/TL											
A	1—2	2.0949	125	A	1—2	2.1195	132	B	2—3	2.0519	113
B	2—3	2.0236	106	C	4—5	2.0209	105	D	4—6	2.0819	121
E	6—7	2.3546	226								
PL/TL											
A	1—2	2.0937	124	B	2—3	2.0492	112	C	3—4	1.8592	72.3
D	5—6	2.8828	764	E	3—7	1.8688	73.9	F	7—8	1.9694	93.2
G	8—9	2.0335	108	H	9—6	2.8674	737	I	8—10	2.0313	107
J	10—11	2.0832	121	K	11—12	2.2203	166	L	12—13	2.2971	198
M	13—14	2.3683	234	N	14—15	2.4160	261				
HA/TL											
A	1—2	2.7898	616	B	1—3	2.4307	270				
PDM/TL											
A	1—3		129.3	B	2—3		127.7				
ADM/TL											
A	1—3		126.9	B	2—3		126.2				

等分目盛のグラフを用いて相対成長を説明しているが，彼のグラフ上にも不明りょうな波状相対成長が見られる。

伊勢湾産個体群と熊野灘産個体群の間の変曲点が排卵や体形にあらわれる第2次性徴の分枝と関係している。変曲点 xvii の生物学的な意義はわからない。xviii は生殖腺が成熟しはじめる点であると推定されるが，θ が小さい値をとる相対成長は，一般に全長と骨格ある

いは骨質の大きさに規定される部分長との間に見られる．したがって，この変曲点が性的成熟を意味することよりも，耳石における Lee 現象と同じような現象がそれらの部分長に大きく影響すると思われる。また骨格の老化現象にも関係するだろう。 WILDER (1944) は *Salvelinus fontinalis* の相対成長から，性的成熟が頭や鰭の成長を抑制するだろうと述べている。著者も HL/TL・SL/TL・PO/TL および OD/TL で雌雄の性的成熟に際して，相対成長線が平行することを知り， WILDER (1944) のいうようなことがあると推定している．MARTIN(1949) は雌雄の性的成熟を示すそれぞれの相対成長線が互に平行であると述べている．

HILE (1937) は同一種の淡水魚について湖のちがいによる系群の差は相対成長式の原始成長指数 b で示され，α は一定していると報告をしている。 MARTIN (1949) は HILE のこの結論を飼育によって実験的に証明し，b の差は水温差によるものであり，栄養による差は α の変化で示されているといっている．このような b の差がマアナゴの伊勢湾産と熊野灘産個体群の間にしばしば見られているが，著者はこの原因が水温であるという証拠をもっていない。清水 (1959) は相対成長式 $y=\alpha x+b$ の b に生物学的意味がないと述べているがこれはまちがいであろう。

かぞえ得る形質——鰭条数・鱗数・脊椎骨数——などと体形との関係について，GABRIEL (1944) は *Fundulus heteroclitus* を実験的に飼育し，それらの形質や体形が初期発生の速度に関係し，JEAN (1945) はこれらの形質と体形から系群を考え，形質と体形との間に関連性があると述べている。しかしマアナゴの尾部欠失個体に見られる体形の補償から考えても，マアナゴではこのような関係がないだろう。

全長範囲を巾広くとった場合に対数グラフ上で直線回帰をこころみてもなお曲線となってあらわれ，幾つかの変曲点をもつ直線のつらなりとしてあつかわなければ直線式にあてはめられないことがある．マアナゴではそのような例が多い。清水 (1959) が動物の分類に推賞している一括プロット法はこのような複雑な相対成長の変化をする動物にあてはめられない。

マアナゴの相対成長については OKADA・SUZUKI (1956・1958)・高井 (1959)・伊佐 (1960) の研究がある。彼らの得た結果と著者の結果をくらべるとつぎのようになる．OKADA・SUZUKI (1956) は伊勢湾産マナアゴの BW/TL が1つの変曲点をもつ相対変化をすると述べている。BW/TL の相対成長式は著者の成長式とほぼ一致しているが， Stage AP-Ⅰ と Stage AP-Ⅱ の間の PP-bradyauxesis の存在や鋸歯状（波状）相対成長についてはふれていない。 高井は BW/TL を直線回帰せずに $BW=0.0057TL^{2.873}$ という関係で示している，この関係式を直線式になおして著者の成長式と比較すると，マアナゴの BW/TL の関係を示さない。伊佐は CL/TL 関係を実測値から関係式 $TL=14.38+2.45\,CL$ を， また BW/CL についても関係式 $\log W=3.6140 \log CL-5.8326$ を得ている。直線回帰しない CL/TL を直線式であらわすことは正しくないし，この両式から BW/TL を求めて見ると $\log W=3.6140 \log(TL-14.38)-7.2392$ となり，著者のグラフ上の点のちらばりに似た線形がえられるが，結果的には一致したといった方がよいだろう。彼は天然個体群の年令と CL の関係を数式であらわしている。 しかし彼は全長が 100*mm* になるのに1年を要するという大きなあやまちを犯しているから，彼の年令と CL の関係式には疑問があるし，その関係式が

Table 26. Features common to all inflectional and critical points in the relative growth. Small Roman numerals repesent the kinds of commonness in the inflectional or critical points and Arabian ones total length calculated at the inflectional or critical points, and alphabetical marks as in Table 25.

	BW TL	DH TL	AH TL	DW TL	AW TL	HL TL	SL TL	ED TL	PO TL	DA TL	SD TL	SA TL	CL TL	PL TL	HA TL
i									A 123		A 128	A 130	A 125 A 132	A 124	
ii									B 114		B 110	B 101	B 105 B 106	B 112	
iii	A 92.6	A 95.8	A 90.5							A 96.8 (91.8)	C 95.8	C 94.5			
iv		B 77.1	F 76.4			A 74.7	A 76.6	A 77.1	C 73.4		D 75.4	D 83.4		C 72.3 E 73.9	
v			G 80.1	E 81.9		B 82.2	B 83.8		D 85.3 G 83.5	B 86.0					
vi					A 93.8			E 96.5						F 93.2	
vii	B 108	C 108	H 108 B 109	F 109 A 113	B 107			B 101			E 112		C 105	I 107 G 108	
viii	C 122 F 125	D 122 G 125	C 120 I 124	B 125 G 124	C 119 E 121 G 124	C 127		F 126	H 131	C 124	G 125	E 120	D 121	J 121	
ix	G 140	H 143	J 138	H 140	H 140	E 147	C 135 C 143	G 141 (xi)	I 141						
x	H 157	I 157	K 156	I 158	I 160	E 150	D 162 D 157				H 150 (xi)				
xi					F 170									K 166	
xii	I 196	J 185	L 196	J 188	J 197	F 195	E 198	H 187 (xi)			I 192			L 198	

	BW TL	DH TL	AH TL	DW TL	AW TL	HL TL	SL TL	ED TL	PO TL	DA TL	SD TL	SA TL	CL TL	PL TL	HA TL
xiii	J 232	K 217	M 225	K 241		G 205 (xiv)	G 220				J 217			M 234	
xiv								I 244							
xv	K 263	L 269	N 268	L 263				J 262			K 256			N 261	
xvi	D 263	E 340 M 308	D 337	C 336 M 314	(350) K 338			C 349	E 306 E 308	D 324	F 287 L 197	F 327	E 226		B 270
xvii		N 419 O 493	O 359		D 484			D 586	F 601		M 453	G 558			
xviii	E 745 L 766	F 537	E 682 P 661	D 736 N 754		D 634 (xvii)								D 764 H 737	A 616
xix		P 371	Q 374												
xx		Q 408	R 408												

内田（1932）の飼育個体の測定値を満足するが，谷川（1958）の天然個体のそれを満足しないと述べていることも理解できない。OKADA・SUZUKI（1958）は全長と耳石の短半径との相対成長を伊勢湾産個体で研究している。長径と短半径の関係がわかっていないので著者の結果と比較できない。

要　　約（第2章）

1）マアナゴのBW/TL・DH/TL・AH/TL・DW/TL・AW/TL・HL/TL・SL/TL・ED/TL・PO/TL・DA/TL・SD/TL・SA/TL・CL/TL・PL/TL・OD/TLおよびHA/TLについて最後者をのぞいて対数グラフであらわし，可能な限り直線を想定し，計算によりHuxleyの相対成長式を求めた。

2）葉形幼生の成長順位を五つの相対関係を用いてSpearmannの順位相関法にしたがって個体ごとに求め，4群にわけた。この4群はStage Ⅰ～Stage Ⅳに相当する。結果的に見てこの方法は非常に有用であり，個体ごとに各相対関係にあたえられた順位の総和の順位（小さい方からつけられた）は有意性の検定結果が示すように非常にすぐれていた。

3）シラス幼生の成長順位は数学的方法では解明することが不可能であり，主として解剖学的結果によって3群に大別された。この3群もStage Ⅴ～Stage Ⅶのそれぞれに相当する。この方法もよい結果がえられたが，さらに今後の研究を要とする

4）相対成長式における α の大きさとその区分について考察し，角度の大きさで区分す

る方法を述べた。角度の信頼限界など今後に残された課題も少なくない。

5) 二つ以上の相対成長式の間の有意性検定について論じた。300余の組み合わせについて傾斜の差と位置の差を伊藤（1951）の方法で行なったが，実用に適しない点が多いので，その一般的な例について述べた。したがって検定結果は省略した。

6) 変態完了前の相対成長の線形に2型あって，一つは T-と ρ-型，他はジグザグ型曲線で，その生物学的意義についても論じた。

7) 変態後の相対成長の線形は直線，かもめ型線形，上方に凹な曲線に3大別された。それらの線形にもとづいてそれぞれの共通性や生物学的意義について述べた。

8) 変曲点や臨界点を生物学的に究明し，その意義や共通点を論じ，さらに特異的な線形（鋸歯状相対成長・PN-bradyauxesis）についても説明した。

9) 雌雄による相対成長の差や類似点についても述べ，性的成熟や Lee 現象から説明を試みた。

第3章 解剖組織学的研究

—とくに変態について—

マアナゴの成長過程において最も複雑な形態的変化が見られるのは変態期である。幼生のすべての組織と器官が，成魚の充実した形態になるまでの分化や変化の大要さえまだわかっているとはいえない。このような点について過去に行なわれた葉形幼生の変態に関する2・3の研究も，その一部を明らかにしているにすぎないし，まだ研究されていない面も少なくない。著者は葉形幼生がシラス幼生を経て変態を完了し，稚魚から成魚になるまでの組織と器官の形態学的変化の概要を知るために，浅くそしてできるだけ巾広くそれらの現象を観察したが，まだ研究の糸口を見い出した程度にすぎない。さらに細胞学的・組織化学的な観察や研究結果にもとづいて変態過程における組織および器官の分化現象や機能の変化転換などを究明しなければ変態という特殊現象の機構を明らかにすることは不可能であろう。

第1節 材料および方法

マアナゴ（*Conger myriaster* (BREVOORT)）の変態にともなう解剖組織学の予察には1954年と1955年に伊勢湾沿岸で採集し，10%ホルマリン水で固定したものを用い，観察・記載に用いた材料は1956年と1957年に上記の地域で採集したものである。

観察に供する個体はすべて活魚を用いた。固定前に臓器の色調，体色などを観察記載し，さらに全長と尾部長を測定して成長期（変態期）を細分した。解剖学的観察は10%ホルマリン水で固定した標本について行ない，成長期をたしかめるために再度全長と尾部長を測定した。供試個体数は期ごとに20個体を標準にしたが，シラス幼生の Stage VII に相当するものと稚魚は入手個体数が少なく，前者は6個体，後者は7個体を用いたにすぎない。観察は双眼ルーペ，顕微鏡あるいは万能灯影機で行なった。観察目的により材料をつぎのように前処理して観察がしやすいようにした。1)脳や内臓諸器官の観察には無処理よりも0.01%メチレンブルー水溶液（ca. pH2.0）中に数秒間投入してから観察した方が微細な部分，ことに器官の分枝・かさなりあい・ひだなどが色素液でわずかに濃い影を残し正確な結果が得られた。

2）骨格あるいは化骨しつつある部分は，普通に用いられている KOH-アリザリンレッド S 染色法あるいはすでに述べた著者による KOH グリセリン・アルコール・アリザリンレッド S 染色法で染色し観察した。この 2 方法のうち，前者は幼生にたいして使用できない。3）軟骨は 0.5 % トルイジンブルー染色液で染色し，0.1 % 酸アルコール（塩酸 0.1cc 70% アルコール100cc の混液）か pH 2.0 の塩酸緩衝液中で脱色し観察した。

以上の方法で観察作成した解剖図も微細な点について観察できなかったり見おとしもすくなかったので，つぎに述べる組織学的な方法により作成した同じ成長期の連続切片標本を参考にした。図は連続切片標本を再構成し訂正したものである。なお，盲嚢の開口部から十二指腸にかけて形態的変化を強調するための模式図をつくり説明した。

組織学的観察に用いた個体数は Tab. 27 に示す通りであるが，血液学的方法により観察したものは別に約30個体ある。固定はおもに Bouin 氏液で行ない，例外的にアルコール・ホルマリン（8：2）や10%ホルマリン水も用いた。Bouin 氏液で固定した標本は70%アルコール中に貯蔵され，顕微鏡標本作成に際して，標本を鋭利な解剖刀で頭部，内臓，尾端部など

Table 27. Division of stages in the materials used for histological study without haematological observation.

Designation	Stage	N	TL mm.
L-larvae	I to II, stages based upon the growth ranking	4	111—118
	III, same to above	3	128—132
	IV, same to above	3	124—109
S-larvae	V, arrangement stage for the body of adult pattern	3	105— 99
	VI, developing stage for the body of adult pattern	3	97— 91
	VIII, enrichment stage for the body of adult pattern	2	86— 74
Elver	VIII, compromised group finished the metamorphosis, 0 year of age	2	75— 77
Adult pattern	AP-I, juvenile stage, 0 year of age	1	89
	AP-II, young stage, 1 year of age	1	277

Table 28. Method for anatomical and histological studies without histochemical and haematological observations.

Organs and tissues	Anatomical methods	Histological methods
Brain	Observed	Ehrlich's haematoxylin-eosin Y (as a reference)
Thyroid	………	Ehrlich's haematoxylin-eosin Y, Mallory's triple stain
Skin	………	Do.
Bony tissues and sclerotomes	The author's alizarin red stain	Do.
Cartilage	Toluidin blue stain	Do.
Viscerals, buccal cavity and larval teeth	Observed	Do. (with reconstruction)
Muscles	………	Do.
Gelatinous core	………	Do. and Giemsa's stain
Blood	………	Do.

にわけ，あるいはさらにそれらを細分してからパラフィン法にしたがって5〜8μの厚さの連続切片をつくった，染色方法はおもにTab. 28にかかげたものを用い，このほかに組織学的方法としてカルシウム検出のためのRohl氏$CuSO_4$-ヘマトキシリン法を，中心膠質部のためにトルイジンブルー染色(pH 1.0・pH 2.0・pH 2.5・pH 3.5)をほどこし，血液細胞の超生体染色はナイルブルー-SO_4で行ない，あるいはこれにGiemsa氏法で重染色した。

第2節 観　察

第1項 色 素 細 胞

伊勢湾へ潮流にのって流れてきたマアナゴの葉形幼生の体色は，無色透明で成魚に見られる色素細胞はない，しかし，体の特定の部分に規則的な色素細胞の配列が見られる。この細胞は葉形幼生に見られるから幼生型メラノフォアーと名づけた，この色素細胞にはTab. 29に示すように大小2種類があって，それぞれの拡張したときの直径は（大）170〜350μ，（小）90〜180μである，この2種類の細胞は互に混在しない，大きな細胞はlateral septumにそって軀幹前端から尾部末端まで，腹側正中線にそって胸鰭後方から臀鰭前端の後方まで走行するもの，および胸鰭基部前方に点在するものにわけられる（Fig. 16-a, Pl. I-1〜3），前2者は色素細胞の配列が規則的であり，後者は規則性がない。これらの細胞の数が変態直後に少なくなっているから，変態の過程で消失するものもあるといえよう。しかしlateral septumにそって走行するものが熊野灘産の最大全長の個体にも観察されるので終生保存される細胞もあるといえよう。

Table 29. Classification of pigment cells and their sizes.

Classification of Pigment Cells		Size (μ)	
		Contraction	Expansion
Larval pattern	Large melanophores	45—100	170—350
	Small melanophores	35— 60	90—180
Adult pattern	Surface melanophores	……… (Head)	90—120
		……… (Caudal part)	60— 85
	Visceral melanophores	………	…
	Brown pigment cells?	………	.

小さい幼生型メラノファーは臀鰭，背鰭および尾鰭の基部にあり，前2者は規則的に配列し，後者は散在している（Fig. 16 a, Pl. I 1・2）幼若な幼生（伊勢湾でとれるものの中で）では背鰭基部の色素細胞が鰭の前端近い部分から観察されない，Stage Ⅳの葉形幼生ではこの色素が背鰭基部に規則的に見られる。変態が進行すると，これらの細胞は鰭条にそってその先端部にむかって移行するらしく，そのような像がしばしば観察される。

変態の進行にともなって発現し増加するメラノフォアーを，幼生型のそれと区別するために成魚型メラノフォアーとよぶ，この細胞は一般にシラス幼生のStage ⅤからStage Ⅵに

かけて出現するが，体形の変態進行程度と必ずしも一致せず，Stage Ⅳの葉形幼生でも見られることがあるし，Stage Ⅵでもわずかしか観察されない例もある。この細胞が最初にあらわれる部分は頭頂部と尾端部で，これらのどちらが先でどちらが多数かということは個体差が大きくて断定できない。頭頂部にあらわれたものはまずその周辺に広がり，つぎに体の後方へむかう。 lateral septum より腹側の部分に広がるのは稚魚期に入ってからである。尾端部に出現したものは体の背側を前方に広がり，Stage Ⅶの幼生では尾端の腹側にも発達する。

成魚型メラノフォアーの広がったときの直径は，体の部分によって多少相違している。Stage Ⅶ の個体について，頭頂部のそれ は90～120μ，尾端部では 60～85μ である。シラス幼生では軀幹中央部にはほとんど成魚型メラノフォアーがないが，稚魚では一様に散在しているし，後述の褐色々素細胞が体の背側部に見られる。Stage AP-Ⅰの個体では背鰭と臀鰭の辺縁部が黒色になり，軀幹では褐色の色調が明りょうになる。また側線孔の周囲は色素細胞がなく白色点となり，これと同様な白点が軀幹の背側にも規則的に点在している（Fig. 64)。

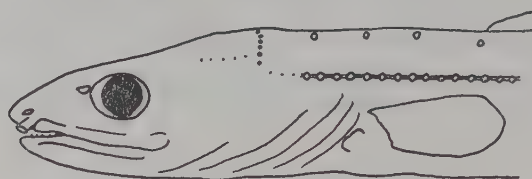


Figure 64. Head and trunk of adult specimen, showing the white spots.

褐色の色素細胞は変態完了前の個体には見られない。この細胞は褐色の色素顆粒をもち，細胞の形態も明りょうでない。この色素顆粒がメラニンと同質性のものか否かわからないが，酸性過マンガン酸カリ液でメラニンよりも早く脱色される。

臓器に見られるメラノフォアーについては十分な観察をしていないが，最初に出現する部分は脊髄の鞘膜と腎臓の間質である。個体差があるが Stage Ⅴ 前後にこれが観察され，Stage Ⅵになると著しく増加する。その出現や増加の状態は個体差が大きいから成長期区分の基準として重視できない。

第2項 皮 膚

Stages Ⅰ・Ⅱの葉形幼生の軀幹部皮膚は脱落しやすい。頭部皮膚は軀幹部にくらべて脱落しにくく，吻端から頭頂にかけての上皮層は概して厚い。粘液細胞はこの厚い上皮層のところにわずかに散在しているが，形態的に分化が進んでいない。頭部の皮膚に埋没している感覚器官としては味感球と孔器官があげられるが，前者は形態的に不完全で口唇の周辺に多少散在し，後者は形態的に十分に分化し，厚い上皮層のところから観察される (Pl. X-3)。

軀幹部の上皮層は非常に薄く，胚芽層と真皮層には粘液細胞の分化の前兆もなく，側線管も観察されない。背鰭や臀鰭の上皮は厚く，分化の過程にある粘液腺もときどき見られる。上皮の胚芽層と真皮との接着面は鋸歯状で互に密着しているから上皮は脱落しない (Pl. XV

-5)。

Stage Ⅲ の個体の上皮層は Stages Ⅰ・Ⅱ のそれにくらべて全般的に厚く，頭部は分化して機能的になった粘液細胞が増加し，味感球も形態的に充実し，その数が増加している。軀幹部の上皮は伸長期の概して幼若な個体のそれにくらべれば，真皮と比較的よく接着している。鰭の上皮は著しく厚くなり粘液細胞の分化も進んでいる (Pl. XXIII-5)。

変態期の葉形幼生 (Stage Ⅳ) の頭部上皮層には粘液細胞の増加が目立っている(Pl. XXVI 2)。孔器官の数は増加しているが味感球は Stage Ⅲ にくらべてあまり多くならない。軀幹部上皮は厚くなり分化した粘液細胞もしばしば観察されるが，軀幹中央部には非常に少ない。側線管もまだ見られないが，上皮の胚芽層は真皮からあまり脱落しない。尾端部では粘液細胞の分化も進み，その数も多い (Pl. XXXII 2)。鰭の上皮の発達は著しく，完全に分化した粘液細胞が多数観察される (Pl. XXXII-4)。

Stage Ⅴのシラス幼生の上皮層は全身的に著しく充実し，粘液細胞の増加が顕著である。口唇の周辺には味感球が増加し，頭部に散在する孔器官も大きくなっている。また軀幹の前端部には側線らしいものも見られた。軀幹部，尾端部および鰭の上皮は厚さをますだけではなく，粘液細胞への分化のテンポが早いと思われる像がしばしば見られる (Pl. XLV 2•4)。この成長期（変態期）に見られる急激な形態的変化には，半浮遊生活から底生遊泳生活への過渡期のために非常に大きな個体差が認められる。

Stage Ⅵの個体の軀幹部には側線管の発達が観察される。また全身的に粘液細胞や感覚器官の充実が著しい。しかし，鰭や尾端部の上皮層の損もうがはげしく，粘液細胞の分化がまにあわないと思われるような像が多い (Pl. LIII-4)。

Stage Ⅶでは上皮層の形態的な特徴がなく，ほとんど成魚のそれと大差ない。側線管が軀幹部に見られ，孔間に側線管鱗が観察される。これは KOH アリザリンレッド S でわずかに染色される石灰化が認められた。稚魚では石灰化が進み上記の染色で桃赤色に染色される。成魚では濃赤色に染まり，年輪よう構造などはない (Pl. I-4)。

第3項　甲　　状　　腺

マアナゴの甲状腺は下顎の舌基部にある。詳しくいうと，腹動脈の背側にあってそれをとりまくような形の塊状の腺組織であり，第1人鰓動脈から第2人鰓動脈にまたがって位置している。

伸長期葉形幼生（Stages Ⅰ・Ⅱ）の甲状腺は濾胞の数が少なく，腺上皮もうすい。上皮の厚さは 4〜6μ である (Pl. IX-1•2)。濾胞の形は連続切片標本で再構成して見ると必ずしも球形や卵形でなく，亜鈴状のくびれをもつものもあって大きなものでは長径が 200μ に達する。

Stage Ⅲの個体では甲状腺が急激に発達し，濾胞の数も著しく多くなる。濾胞の形は伸長期幼生の場合と変わらないが、比較的小さいものが多い。 腺上皮はやや厚くなり， 6〜10μ に達する。濾胞の数や大きさではこのように著しい発達をしているが，濾胞内の分泌膠質が少なく，ほとんどの濾胞の内容は液状でエオシンに染まらない (Pl. XVII-1•3)。

Stage Ⅳ の甲状腺も Stage Ⅲ のそれと形態的に大きな差がない。濾胞は一般に大きくなっていて，上皮の厚さや細胞の染色性などにも変化がない。分泌された膠質の周縁に小さな

液胞状の像が観察される。しかしその数は少ない (Pl. XXV-3)。濾胞間の間質も発達していないし，濾胞内に分泌された膠質が見られるものも少ない (Pl. XXV-1)。

シラス幼生の甲状腺は葉形幼生のそれと多くの点で相違する。濾胞はすべて機能的になり，内分泌腺上皮から分泌された膠質で充満されている。上皮の厚さは 9〜12μ になり，細胞の原形質は好塩基性の性質を帯びている (Pl. XXXIX-1〜3)。濾胞内の膠質の周縁には小液胞状のものが多くなっている (Pl. XXXIX-3)。間質には結締織線維や毛細血管が増加している (Pl. XXXIX-2•3)。この状態は成魚になるまでつづき，濾胞の増加が見られるほかには本質的な変化は起こらない。

第4項 幼歯および口腔

伸長期の葉形幼生には幼歯があり，葉形幼生の最大全長に近づくとそれが脱落しはじめる。マアナゴの幼歯は上顎の先端に大きな把握歯が1本あり，その上方には5〜9本の大きな前歯があり，さらにその後方に10〜15本の小さな後歯がある。把握歯と細歯をのぞいて，1個体の上顎の片側の歯数は16〜22本である。下顎には把握歯と細歯がなく，10〜14本の前歯と5〜8本の後歯があり，1個体の下顎の片側の歯数は16〜21本である。歯数とその構成の状態は個体差が著しいし，同一個体の左右両側においてさえ差が見られる。幼歯はいずれも先端が鋭くとがり，前方へ向いている。

幼生としての最大全長に近づいた個体では，まず細歯と把握歯が脱落し，変態期に入るとほとんど前歯・後歯の区別なく脱落し，シラス幼生になるまでに完全に脱落する。一般的な傾向として脱落の完了は上顎の方が下顎よりも早い。脱落の状態にも個体差があり，最大全長に達する前後の個体でも完全に脱落していたり，シラス幼生の体形をもちはじめた個体の下顎に2本の前歯（左右1本づつ）と1本の後歯（右）が残っていた例もある。また，脱落の順序は前歯と後歯の間にはどのような決定的な関係も見られなかった。

伸長期葉形幼生の口腔上皮と鰓葉はともによく発達していない。上皮層は非常にうすく，粘液細胞は非常に小さくしかもほとんどなく (Pl. IX-1)，味感球も原始形で小さく数が少ない。マアナゴの鰓蓋は上皮によって覆われ，胸鰭の前方に小さな鰓孔が開いているにすぎない。この鰓孔の内側面には特異的な分化をした粘液腺上皮がある。この上皮は無数の分泌性粘液細胞からなっているが，伸長期の幼生では分化の前兆を示しているにすぎず，機能的ではない (Pl. XI-4)。この上皮の表面と基底部にはほとんど核質ばかりからなる巨大核細胞がしばしば観察される (Pl. XI-4)。

Stage Ⅲになると鰓葉も形態的にほぼ分化している。口腔の上皮層はやや厚くなり，原始形を呈する味感球が増加する (Pl. XVII-1)。鰓孔の内側面の粘液腺上皮は発達しはじめ，形態的には十分に分化していないが，機能的になり粘液物質を分泌しはじめている (Pl. XVII-2)。

変態期の葉形幼生の鰓葉は Stage Ⅲ のそれと大きなちがいはない。口腔の上皮はわずかに厚くなっていて，粘液細胞と味感球が増加している。前者の数は非常に多いが，著しく小さい。しかし機能的である (Pl. XXV-1)。後者は形態学的に原始形であり，味感球としての機能があるかどうか疑問である (Pl. XXV-2)。鰓孔の腺上皮の細胞は発達し大きくなっている。大きな細胞では高さが32μ におよぶものもあり，形態は機能的になって完全に分化して

いる（Pl. XXVI-3)。この上皮に特有な巨大核細胞の数は増加している。この機能のわからない細胞核の長径は17μ，高さは8μ に達する（Pl. XXVI-3)。

Stage Ⅴのシラス幼生では鰓葉の血管中にも血液細胞が見られる。口腔の上皮はさらに発達し，厚くなり，粘液細胞が増加している。この細胞は小さいがよく分化していて十分に機能的である。味感球は小さく原始形のものが多いが，中には小さいながらも形態的にととのっているものもある（Pl. XXXIX-4)。鰓孔の内側面にある粘液腺上皮はますます発達し，細胞の高さが 50μ をこえるものさえあり，巨大核細胞の数も非常に増加している（Pl. XL-1)。

Stage Ⅵ以後の個体の鰓葉は形態的にも機能的にも成魚と本質的な差がないし，口腔上皮や鰓孔の粘液腺上皮も規模の上では成魚にくらべて未発達といえるが，形態的な差は認められない。

第5項　血液および心臓

葉形幼生の循環血液には成魚に見られるような赤血球がないし，血漿は稚魚と成魚のものより膠状の性質が大と思われる。切片標本についていえば，循環血液中に血液細胞といえる形態のものが少なく，それらは洋梨形か円形をしている。これらのあるものは淋巴球，単球あるいは白血球であろう。それらの中でも洋梨形の細胞が最も多い（Pl. IX 3・Pl. LXVI-1)。心臓や血管の中の血漿の辺縁には小液胞状の像が見られる（Pl. IX 2〜4)。この小液胞状のものには特異な染色性がないが，気道にそって赤腺に達する血管内の血漿には Mallory 氏染色で帯青橙色に染まる小液胞が見られる（Pl. XIV-2・Pl. XV-2)。

心筋はあまり発達していない（Pl. IX-3・4)。幼生には成魚にない心臓球があってその筋層と内皮はともに厚くよく発達している（Pl. IX 3・Pl. LXVI-1)。心臓球の内皮の組織像は非常に特異的である。すなわち，心臓球の内皮の表層にある細胞は血漿中に脱落しつつあるような像をあらわしている（Pl. IX-3・Pl. LXVI-1)。しかも脱落しつつある細胞と，循環血液中の洋梨形の細胞とは形態的に差が見いだせない。すでに述べたように循環血液中の淋巴球・単球・白血球などについて現在の段階では詳しく記述することができない。

Stage Ⅲでは循環血液中の細胞数が増加している。ことに洋梨形の細胞には細胞の辺縁部にしばしば Heinz 氏小体らしい光輝顆粒が観察された（Fig. 65-1 c〜e)。循環血液中で最も数多く見られるのはこの洋梨形の細胞である（Pl. XVII-1・Pl. XVIII 1・3)。心筋は多少発達し，筋線維も充実しはじめている（Pl. XVIII-3)。心臓球の筋層は伸長期幼生よりも薄く，内皮が盛んに脱落している（Pl. XVII-4)。

変態期幼生の循環血液中には各種の血液細胞がそれぞれ増加している。その中にはしばしば赤血球の芽細胞によく似た形態と染色性をもつ細胞もあった。しかし，この Stage Ⅳ でも洋梨形細胞が最も多数観察される（Pl. XXV-4・5・Pl. XXVI-1)。心筋は急激に発達増加し，血漿の膠性もしだいに成魚のそれに近くなるらしく，切片標本にそれを思わせる像がしばしばあった。心臓球は筋層と内皮層がともに薄くなり退行的である（Pl. LXVI-2)。ことに内皮は細胞の脱落が盛んであって，個体によっては脱落できないほどうすくなっているものもある。

Stage Ⅴの個体の心筋はさらに充実している（Pl. XL-1・2)。これに反して心臓球は著し

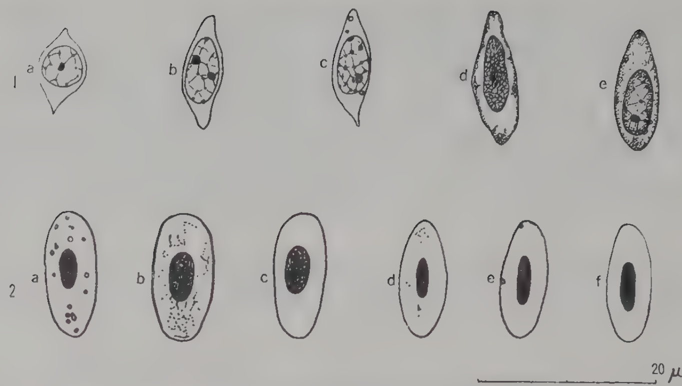


Figure 65. Blood cells showing the morphological differences associated with metamorphosis.
1. Fusiform cells taken from the circulating blood of young larvae (leptocephali mainly): a∼c and e, by haematoxylin and eosin stain; d by Giemsa's stain.
2. Erythrocytes of immature (a∼c) and mature patterns (d∼f) taken from the circulating blood of "Shirasu" larvae and elvers: a, double stain with ultravital and Giemsa's; b and d, ultravital stain by Nile blue sulphate; c and e, by Giemsa's stain; f, by haematoxylin and eosin stain. White granules in (1) c∼e and (2) e represent the brilliant granules presumed to be Heinz's body, granules in (2) b and d are reticulo-granules, and those in (2) a are the remnants of reticulo-granules which have been aggregated.

く退行している。循環血液中には白血球や淋巴球の増加とともに未熟な赤血球が観察される。洋梨形の細胞の総数が減少しているとは考えられないが，他の細胞の増加が著しいためにその組成率が低下していることは明らかである (Pl. XL–3)。未熟な赤血球の核は成魚の赤血球のような著しい核濃縮を起こしていない (Fig. 65-2-a•b)。しかも洋梨形の細胞の辺縁部に観察された光輝顆粒と全く同じ形質のものが，未熟な赤血球の辺縁部にしばしば観察される (Pl. XL-3•Pl. XLIII-4)。また，この細胞をナイルブルーで超生体染色すると顆粒による細網構造が染色される。さらにこの細網構造を Giemsa 染色すると，細網構造は凝集するが，内容物はあたかも脂質のようにぬけ落ちて空胞状となり保存されない (Fig. 65-2-a)。洋梨形細胞には上記の処理で細網構造が染色されない。さきに赤腺に達する血管中には Mallory 氏染色法で帯青橙色に染まる物質があると述べたが，シラス幼生ではこのようなものが見られない (Pl. XLIII–4)。

Stage VIの個体の血液中には洋梨形細胞が減少し，ほとんどの細胞は若い赤血球である。しかし，中には成魚の赤血球と形態や染色性が似ているものもある。そのような細胞も核の形態，ことに核濃縮の程度は多少おくれている (Fig. 65-2-c)。組織切片にもそのような像があらゆる部分に見られる。赤腺の毛細血管にもそのような赤血球が観察される (Pl. LI-4)。心臓球は全く退化し，いくぶん太い血管のようになり，葉形幼生に見られた形態はほとんど失われている (Pl. LXVI–3)。

変態末期の個体の赤血球は成魚のそれと形態的な差があまりない。赤血球には Heinz 氏小体が時々観察されたし，未熟な赤血球もしばしば観察された。まれには洋梨形の細胞も観

察された。しかし，いわゆる血小板とよばれる紡すい形細胞は末梢血液中に出現していない。白血球の中には分節核をもつものもあった。

稚魚の血液中には洋梨形の幼生血液細胞と，血小板とよばれる紡すい形の細胞が全く観察されない (Pl. LV-4・Pl. LIX-2)。また，未熟な赤血球もすくなく，ほとんどの赤血球は成魚のものと同じ形質をもっている。しかし老熟した赤血球はほとんど観察されなかった。

成魚の赤血球はいずれも十分に成熟した形態をそなえ，未熟な赤血球が観察されない。いわゆる血小板とよばれる細胞も多数観察されるし，そのほかに白血球，淋巴球，あるいは単球なども観察されたが，観察の方法が不十分なため血液細胞を詳しく分類することは不可能であった。

第6項　腎臓および脾臓

幼生の腎臓は原腎と中腎とからなり伸長期幼生では大動脈をはさんで後頭部から盲嚢の開口部近くまで1対の原腎管が走っている。中腎は胆嚢に近い部分から膵臓の後端に相当する部分までを占め，その主部は太くて後端から尿管が後方に走っている (Fig. 67-2)。

原腎管は単層の繊毛上皮細胞からなっている。この細胞の原形質は比較的明るく，細胞の境界がはっきりしている。細胞の高さは13〜15μで (Pl. X-1・Pl. XI-1・5)，原腎管の後端に近づくにつれて繊毛の脱落，核の退行変化（核濃縮）あるいは細胞の萎縮が見られ，上皮細胞の高さも5〜10μで不均一になる (Pl. XI-6)。原腎管の消失した部分では上皮が見られず，1対の管となって残っている (Pl. XI-2)。

中腎の実質にはまだ糸毬体が見られない。細尿管はproximal convolution, distal convolution および collecting tubule からなり，このほかに narrow neck らしいものもある (Pl. XI-2)。間質を構成している細胞には不明な点が多く，正確な記載ができない。この部分にはしばしば細胞の分裂像が観察された (Pl. XI-3)。

Stage Ⅲ の個体の腎臓では，中腎の主部が相対的に体の後方に移り，その前端部は細くなっていて前方に伸びている。原腎管は伸長期幼生とくらべて形態的にあまり差がない (Pl. XIX-4)。中腎の実質には細尿管の増加が見られる。しかし最も大きな変化は loop の数が少なく，形態的に充実していない糸毬体がしばしば観察されることである(Pl. XX-2)。発現の機構はよくわからない。Bowman 氏嚢の中にある loop，すなわち小血管の分枝の数が少ないのは，この Stage の特徴である。糸毬体と narrow neck がそなわって細尿管の構成が成魚のそれと同じになる。

Stage Ⅳの中腎主部の末端はさらに後方に移り，盲嚢の後端と肛門との中央に相当する部分に達する。中腎の先端は長くなるが，相対的に他の臓器の位置とくらべて先端の位置に変化がない。糸毬体は loop の数が増加して大きくなり，その総数もふえている (Pl. XXIV-2・Pl. XXVII-1)。間質にも多少充実像が見られ (Pl. XXVII-4)，細尿管もよく発達している (Pl. XXVII-2)。原腎管の中央部では上皮に変化がない (Pl. XXIV-5)。後端では上皮の退行が進み，原腎管の消失が観察される (Pl. XXVII-3)。

Stage Ⅴの個体の原腎管は短かく，中腎の主部に達して消失する。原腎管の中央部の上皮細胞は形態的になお充実している (Pl. XLI-3)。中腎の主部の末端はほぼ肛門部と同じ相対的位置を占めている (Fig. 67-3・Pl. XXVII-3・4)。腎臓はまだ脊椎骨に接着していない。中

腎主部の間質にはメラノフォアーが発生している (Pl. XXVIII-3•4)。実質は形態的にほとんど充実していない。糸毬体は loop がふえて大きくなっている (Pl. XL-1)。

Stage VIのシラス幼生の原腎管は頭腎に近い部分に残っている。上皮細胞の核は一般に濃縮している (Pl. XLVII-3)。中腎の主部はさらに後方に移り，その後端が肛門より後方に達する (Fig. 67-4)。腎臓と脊椎骨とが一般に接着している。頭腎と中腎主部の中央部近くにStanius 氏小体と思われるものが観察された。しかしこの小体構造が Stanius 氏小体であるという証拠は見いだせなかった。中腎の実質組織には糸毬体がふえている (Pl. XLVII-2)。糸毬体の loop は非常に増加して Bowman 氏嚢の中に充満するほど大きくなっている (Pl. XLVII-1)。また，間質にはメラノフォアーの増加が顕著で (Pl. XLVII-4) 細胞分裂も盛んに行なわれている。

変態末期の幼生および稚魚は原腎管がほぼ消失し，ことに後者では残っていても痕跡的である。腎臓の解剖学的形態はいずれも成魚と差がない (Fig. 67-5)。腎臓の組織も規模の上では成魚と差があるが，組織学的な構造の上では全く同じである (Pl. LVII-2)。ただ解剖学的にいってメラノフォアーが少ないためか色調が淡色である。Stage VIの個体とくらべて間質の充実や細尿管の発達が著しい (Pl. LVII-3•4)。

成魚の腎臓には原腎がなく，中腎がよく発達している。糸毬体の loop は数も多く，互にからまりあっている (Pl. LXI-1•3)。間質はよく発達し，細胞分裂が観察される (Pl. LXI-2)。

脾臓については腎臓の間質と同じように細胞学的に造血機構をしらべていないから詳しく述べることができない。

葉形幼生の脾臓は無色で大きい。循環血液に血色素の色調があらわれるようになると脾臓も赤くなり，変態末期のものは非常に濃い色を呈している。脾臓に血液色があらわれる個体では，双眼ルーペでもはっきりとその存在を認めることができるが，無色のときは盲嚢と腸管にはさまれていて観察しにくい (Fig. 67-5)。組織学的に見ると葉形幼生の脾臓はシラス幼生のそれよりも多少疎構造であるが，間質の発達は著しくわるい (Pl. XI-7•Pl. XII-5•Pl. XVIII-2•4)。Stage V の脾臓は実質と間質がともに充実しはじめ (Pl. XL-4)。Stage VI では脾小体らしいものも観察される (Pl. XLIX-1)。変態末期の幼生と稚魚の脾臓は成魚のそれと同様に非常に緻密な組織である (Pl. LV-3•Pl. LVI-1)。

第7項　消化器系臓器と鰾の解剖学的変化

Stage I (Fig. 66-1-a•b)。食道は肝臓の後端にあたる部分が太くなり，胃のような形態をしている。著者はこの部分に幼生胃という名をあたえた。幼生胃は小さな盲嚢を分枝していて，この分枝部に気道の細管が開口している。幼生胃はその末端がくびれて十二指腸に開口している。この開口部は盲嚢の付着部より相対的に後方にある。十二指腸は短小で，長い回腸と短かい直腸を経て肛門に至る。腸管は扁平で，肉眼により区分することができない。上記の腸管の名称は解剖学的な位置と後述する組織学的特徴あるいは成魚の腸管の名称などにもとづいてあたえた。

幼生胃に開口している気道の他端は盲嚢に接着してならんでいる突起物の腹側中央部に連なっている。この突起物は成魚になると鰾になる。鰾も盲嚢も機能的でない。鰾と気道が合一する部分に1対の赤腺がある。赤腺は無色で，しかも鞘膜につつまれているから観察しに

くい。肝臓は非常に細長く，食道の腹側にある。その前端は心臓のすぐ後方で，後端は十二指腸の前端に達している。膵臓は肝臓の後端に接し，腸管と盲嚢の腹側にある塊状器管である。実質臓器はいずれも白色不透明である。

Stage II。食道は多少短かくなるが腸管はむしろ伸長している。幼生胃はその末端部が彎曲し，盲嚢への開口部と十二指腸への開口部は相対的に同じ位置をしめる。盲嚢，鰾，肝臓，膵臓はいずれも大きくなっている。とくに盲嚢と鰾は大きさの増加の速さがほとんど同じである。その他の点では Stage I とあまりちがいがない。

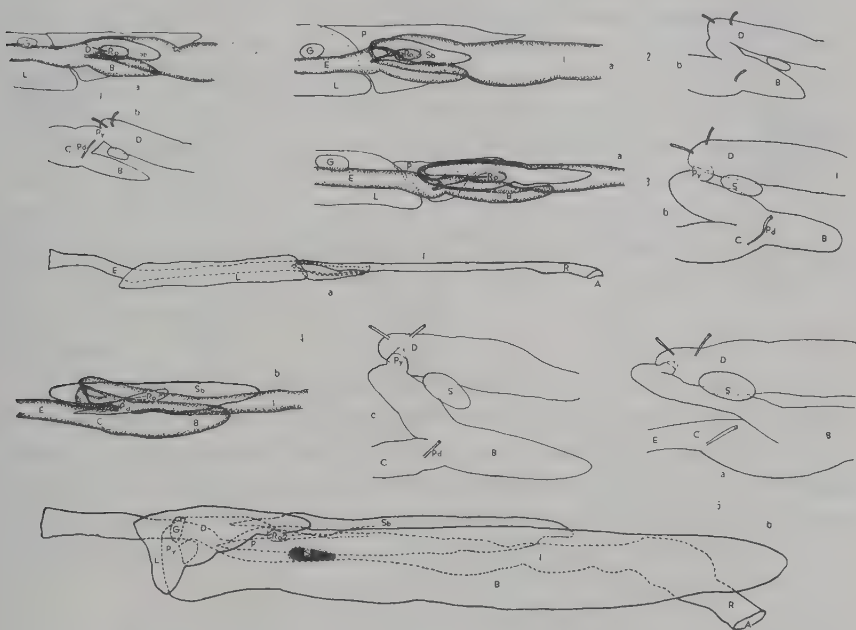


Fig. 66.

Figs. 66 and 67. Anatomy of visceral organs showing the morphological change in connection with metamorphosis. Fig. 66–1a, 2a, 3a and 4b, anatomy of the organs on the stomach-duodenum level reconstructed after the histological observation; Fig. 66-4a and 5b and Fig. 67–1a and 1b, anatomy of the organs viewed under the biocular lenses; Fig. 66–1b, 2b, 3b, 4c, and Fig. 67–1c, semidiagrammatic illustration of the part on the stomach-duodenum level; Fig. 67–2～5, kidney. Fig. 66–1, Stage I; 2, Stage III; 3, Stage IV; 4, Stage V; 5, Stage VII; Fig. 67–1, Stage AP-II; 2, Stage I; 3, Stage V; 4, Stage VI; 5, Stage VII. For abbreviations refer to the explanation attached to the photomicrographs.

Stage III (Fig. 66 2 a・b) 最大全長前後の幼生消化管は幼生胃から十二指腸にかけて顕著な形態変化を起こしている，すなわち，幼生胃は著しく彎曲して盲嚢への開口部よりも十二指腸への開口部の方が相対的に前方になっている。これらの形態とこの Stage には摂餌をしないという事実から，最大全長以後のものは幼生胃という名称が不適当である。肝臓と膵

臓は幼生期を通して大きさの上で最大となる。鰾と盲嚢は同じ速さで後方に伸長し，両者の後端の位置は相対的に同じである。

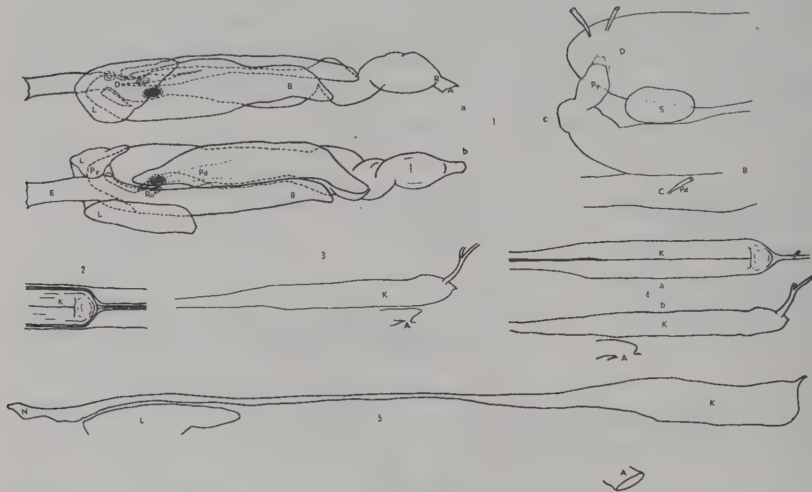


Fig. 67.

Stage Ⅳ (Fig. 66-3-a•b)。変態期に入った葉形幼生の噴門，盲嚢，胃底が Y 字形になり幽門の弁構造が観察される。盲嚢も大きくなっている。食道と腸はともに短縮し，肝臓は長さと巾が縮まっているが厚さがましている。膵臓は小さくなりはじめていて，その大きさは Stage Ⅰのものよりも多少小さい。鰾は急激に大きくなって盲嚢よりも前後に著しくのびている。また，気道が鰾に開口する部分も太くなり，1対の赤腺も大きくなっている。総ての臓器は無色透明か白色不透明でまだ血液色を帯びていない。

葉形幼生からシラス幼生になるときに体形変化と臓器の分化発達が必らず平行しているとは限らない。体形が葉形幼生末期で臓器の分化・発達がシラス幼生初期の状態にあるもの，体形がシラス幼生初期の状態にあるもの、体形がシラス幼生初期で臓器が葉形幼生のままのもの，あるいは体形と臓器の形態変化との平衡が保たれているものなどあり，これらをすべて Stage Ⅴに属する個体としてあつかったが，解剖学的組織研究の材料としては3者のうちの後者だけを用いた。

Stage Ⅴ (Fig. 66 4-a～c)。食道と腸管は短かく太くなり，噴門，盲嚢，胃底は規模が大きくなり，これらの胃とよばれる部分はよく発達し，Y 形である。噴門部と胃底部とはほとんど同じ太さになり，幽門は胃底から漏斗状に十二指腸の前端へ開口している。鰾は盲嚢より大きい。赤腺も大きくなっているが，鰾にガスがたまっていないことから，まだガス分泌機能をもたないと推定される。実質性臓器や循環器系臓器は血液色を帯びはじめ，前者は帯淡桃赤色である。肝臓は著しく前後に短縮し，背腹に厚さをましている。膵臓は白色不透明で小さい。胆嚢は多少大きくなっていて無色の液体がたくわえられている。

Stage Ⅵ。シラス幼生中期の個体の臓器は形態に大きな個体差があらわれる。一般的にいって，この期間にもっとも急激な臓器の形態変化が行なわれる。胃の噴門部は太くなり，胃底部は細く長くなる。外形からは噴門と盲嚢がほぼ直線的な位置をしめ，胃底部は盲嚢から分枝しているような形態をとっている。その状態は Fig. 66 4c と 5a との中間的なものである。食道と腸は著しく短かくなりしかも太い。盲嚢も長く太い。肝臓は成魚のそれと同じような色調を帯び，食道を腹側から包むような形になっている。しかも前後に短かく立体的になっているが，その状態の個体差は特に顕著である．個体によっては Fig. 66-5•6 の肝臓に近い形をしていて，明らかに左右の 2 葉に分かれ，かつ腹側から見て左葉が右葉より短かくなっていたり，左右葉の境にあるくびれの違いが見られ，あるいはほとんど 2 葉にわかれていないで，左側が右側より多少短かいものなど形態や大きさは一定していない。胆嚢はわずかに黄色を帯びた胆汁をたくわえている。鰾にガス分泌が始まっている個体もあるが，ガスが充満するほどではなく，小気泡状である。多くの個体はまだガス分泌が見られない。

Stage Ⅶ (Fig. 66-5-a•b)。変態末期の個体の臓器は稚魚の臓器と似ている。肝臓は前後にやや長く，腸管は直腸のところがわずかに彎曲している。この期の個体の中には食物をとりはじめた個体もある。そのような個体と食物をとっていない個体の胃の形態，とくに盲嚢に差があるのは当然である。盲嚢中の食物は小さな稚魚（ハゼ科魚類らしい）や小形の甲殻類などである。鰾はいずれもガスが充満していて機能的である．この時期以後の個体では膵臓がやや分葉状になって腸管壁に付着している。

稚魚の臓器はほぼ成魚のそれに近い形態をしている。シラス幼生よりも直腸の彎曲が著しくシラス幼生に見られなかった回腸末端部の蟠曲がわずかに見られる。しかしそれらは成魚 (Stage AP-Ⅰ) ほどではない。肝臓はシラス幼生よりも前後に短かいが成魚 (Stage AP-Ⅰ) ほどではないし，成魚よりも右葉の辺縁の線形がなめらかでない。

成魚の 0 年級の個体 (Stage AP-Ⅰ) と 1 年級の個体 (Stage AP-Ⅱ) とは腸管の蟠曲に差がある。0 年級の個体では蟠曲が完全でない　なお高年級の個体と 1 年級の個体には本質的な形態の差が見られない。Fig, 67-1-a〜c は Stage AP-Ⅱの解剖図である。

第 8 項　肝臓，胆嚢および膵臓の組織変化

Stages Ⅰ・Ⅱ　伸長期幼生の肝臓は間質が全く発達していない。形態的には肝細胞索もあるが，その周囲はしばしば空洞状の大きな組織間隙で門脈につらなる血管ともいうべきものである (P1. X 1•2). 肝臓の中には胆管が観察されないし，Küpffer 氏星状細胞も少ない。肝臓の実質細胞の大きさは直径が 8〜12μ に達する。細胞内には脂肪滴がない (P1. X-2)。胆嚢の上皮は扁平で機能的な形態をしていない。膵臓は外分泌と内分泌組織にわけられ，前者を単に膵臓，後者を Langerhans 氏島（略して L-氏島）とよぶことにした。膵臓は非常によく発達している。膵細胞索の中心には aciner 細胞が観察され，実質細胞の原形質中にチモーゲン顆粒が充満している (P1. X-4•P1. XI 1•P1. XIII-1)。L 氏島は膵臓内になかば埋没している唯 1 個の球形の組織塊で，その周囲には結締織膜があって膵組織と境界をつくっている (P1. X-5)。L-氏島には Mallory 氏染色法で赤色に濃染されるがヘマトキシリン・エオシン Y では染色されない微細な顆粒をもつ細胞と，そのような顆粒をもたない細胞とがある。前者は数が少なく，ほとんど後者によって L-氏島が占められている。

Stage Ⅲ。肝臓の間質は増生しはじめている．肝臓細胞索にかこまれた空洞のような血管は著しくせばまり，実質細胞も互によく接着している (Pl XIX-1•3 • Pl. XX-1)．膵臓は非常に大きいが，細胞索の配列が乱れはじめている．実質細胞の原形質内のチモーゲン顆粒は少なくなり，しかも細胞自体が委縮しはじめている (Pl. XIX-2•Pl. XX-1)．L-氏島は大きくなっているが， Mallory 氏染色で赤染する微小顆粒をもつ細胞の減少が目だっている。そのほかの点では L-氏島の形態などに大きな変化がない (Pl. XIX-2)。

Stage Ⅳ．肝臓の間質が増加発達している．その中でとくに血管の充実が顕著である (Pl. XXIV-1 • Pl. XXVIII 2)。すなわち，この Stage の個体の肝臓には大きな空洞のような血管がなく，血管壁や肝細胞索の結締組織がふえている。胆囊は上皮層が厚くなっているがまだ機能的な形態をもっていない (Pl. XXVIII 2)。総胆管の上皮細胞は成魚のそれに近い形態をしている (Pl. XXVIII-1•2)。膵臓は細胞索の形態や配列が乱れはじめている。細胞索間には大きな間隙が生じ，実質細胞中のチモーゲン顆粒はさらに少なくなっている。細胞の中にはチモーゲン顆粒が観察されず，細胞も著しく委縮しているものもある (Pl. XXIV-2)。また前述の細胞索間にできた間隙は伸長期幼生の肝臓に見られた空洞状の構造をしている。これも血管であって，その壁の結締線維は肝臓のそれにくらべて比較的よく発達している。L 氏島は非常に大きい球形の組織塊である (Pl. XXIV-2)。そこの細胞に Mallory 氏染色で赤染する微細顆粒をもつものがほとんど見られない。

Stage Ⅴ．肝臓の実質細胞は小さくなり，細胞内に脂肪滴が観察される．間質はさらに増加し， Küpffer 氏 細 胞も 1 視野中の数がふえている．門脈も結締織の増加で血管壁が充実している (Pl. XXXIII • Pl. XXXIV)．しかし胆管としての形態をそなえているものは肝臓内に見られない 膵臓の実質細胞はさらに委縮し，チモーゲン顆粒も著しく減少する (Pl. XL-1•2)。血管も空洞のような形態を失なって充実する。L-氏島の大きさには変化がないが，配列はち密になっている (Pl. XXX-4 • Pl. XLI 2)．また Mallory 氏染色法で赤染される顆粒が再び観察されるようになる。

Stage Ⅵ．この期の肝臓は胆管が組織中に出現していないことを除けば成魚のそれと一致している 肝細胞の脂肪滴もやや小さいが，実質細胞の形態や染色性は成魚のそれとほとんど相違がない (Pl. XLVI-1•2•4)。胆囊の上皮に差が見られない (Pl. XLVI 3)．膵臓の実質細胞はチモーゲン顆粒の激減や細胞の委縮をともなって退行的になり，濃縮核をもつ細胞も見られる。また，膵細胞索の中心部にあった aciner 細胞も委縮し，細胞索の形態もやや不明りょうになっている (Pl. XLVI 4)。L-氏島は非常に大きくなり， Mallory 氏法で赤染する微細顆粒をもつ細胞が増加している (Pl. XLVI-4)。

Stage Ⅶ．変態末期の幼生では肝門部の周辺に非常に細い胆管ようのものが観察されるようになる。発達した胆管上皮を欠いているために一見しただけではわからないが，連続切片で観察すると肝臓の外側にある分化した上皮をもつ胆管につらなる。この点のちがいを除けば成魚の肝臓と組織学上の差がない (Pl. LV-1•2)。実質細胞は大きな脂肪滴をもち， パラフィン切片の標本では脂肪滴のあとが空胞になっている (Pl. LV-1•2)．間質には Küpffer 氏細胞が急激に増加している (Pl. LV-2)。胆 囊は成魚とまったく同じ形質をそなえている (Pl. LIV-1)．膵臓は委縮し，実質細胞の中にチモーゲン顆粒が全く見られないし，細胞質は強い好塩基性を示している (Pl. LV-1•2)。L-氏島には前記 2 種類の細胞が観察される。

稚魚の肝臓と膵臓は Stage Ⅶ の個体のそれらによく似た形をしている。成魚になってまもない個体では胆管が肝門部に限られているが，Stage AP-Ⅱになるとそれが全般にわたって見られる (Pl. LX-2)。実質細胞内には脂肪滴などが観察される (Pl. LX-2)。成魚の膵臓実質細胞にはチモーゲン顆粒が多量に観察される。また膵臓の脂肪化は Stage AP-Ⅱ の個体から見いだせなかったし，L-氏島にも特異的な組織像は認められなかった (Pl. LX-3)。

第9項　消化管の組織変化

Stages Ⅰ・Ⅱ．食道の上皮は単層円柱上皮である。上皮細胞は扁平で小さく，粘液細胞などの機能的に分化した細胞がなく，縦ひだも観察されない．また粘膜下組織に固有層の分化が見られないし，筋層の発達もよくない (Pl. X-1・Pl. XII-3)。食道下端部の幼生胃の上皮層・粘膜下組織・筋層は食道中央部のそれにくらべて厚い (Pl. X-5・Pl. XII-1・Pl. XIV-1・2)。幼生胃の粘膜下組織は Mallory 氏染色で青色に染まり，疎構造である。盲囊の上皮は厚くて20μ 以下になり，筋層も幼生胃のそれより厚い。固有層と粘膜下組織はち密な薄層で Mallory 氏染色法で青く染らない (Pl. XII-2・4・5)．幼生胃の末端は幽門の吻状構造をもたず，十二指腸に直接開口している。

十二指腸の上皮細胞は高さが30〜35μ あり，小皮縁が発達していない．しかし10〜15μ の粘液腔をもつ杯状細胞が点在している．回腸に相当する部分は背腹に扁平で，腹側の上皮には縦ひだが非常によく発達し厚層であるが，背側には縦ひだが全くなく薄層である (Pl. XI-2)。回腸の上皮には杯状細胞が全くないけれども異常に発達した小皮縁が腹側の上皮細胞に観察される (Pl. XIII 2・3)．背側の上皮細胞には小皮縁が発達していない (Pl. XI-2)。回腸の末端部から直腸の前半部にかけて背側の上皮層が厚くなり，小皮縁も発達している。しかし縦ひだは腹側だけに見られ背側にはない (Pl. XII 6)。直腸の末部では背腹両側の間に上皮層の厚さ・小皮縁の状態・縦ひだなどの形質上の差がなくなる (Pl. XIII-1)。回腸にくらべて小皮縁は小さいし，固有層と粘膜下組織は無数の白血球と思われる細胞で占められている (Pl. XIII 1)。この白血球らしい細胞は回腸にも観察される (Pl. XII 6)．なお，Pl. XIII-1 に示すように植物性プランクトンと思われるものが直腸末端部に観察された。

Stage Ⅲ．食道上の上皮層や粘膜下組織に変化が見られない。筋層はわずかに厚くなっている (Pl. XIX 3)　噴門の上皮，粘膜下組織および筋がそれぞれ厚くなり，縦ひだは盲囊へつづいている (Pl. XXI 1)．盲囊の粘膜下組織や筋層もよく発達し，その末端部の上皮層は非常に厚い (Pl. XXI-4)．胃底部から幽門にかけて，全般的に組織の充実が見られるが，固有層と粘膜下組織が発達し，幼生胃にくらべて多少密になっている (Pl. XX 3・4)。幽門には解剖学的に認められない程度の弁構造が見られる．この部分の筋層は薄い (Pl. XX-3・4)．

十二指腸の上皮には多数の杯状細胞が観察され，筋層も厚くなっている (Pl. XX-3)。十二指腸の後端にも杯状細胞があるが，粘液腔の大きさは前端部のものにくらべて小さく，高さが5μ 前後にすぎない。回腸は伸長期幼生のものにくらべて扁平でない。一般に背側の上皮層も厚さを増している。また，縦ひだは腹側以外に見られない。回腸の後端近い部物では扁平さが少なくなり，背側の上皮が比較的あつくなる。また，背側の上皮細胞の小皮縁も発達しはじめている。上皮細胞は細胞の巾がせばまり，高さをましている (Pl. XXI-2)．腸上皮は腹側から背側の正中線にむかって規則的にずれて動いている．直腸の断面はほぼ円形であ

る。腸管を縦走するひだは背側にも発達しているが，その部分のひだは規模が小さい。固有層には多数の白血球と思われる細胞が観察される。この細胞は回腸にも見られるが数は少ない。

Stage Ⅳ。変態の進行している葉形幼生の食道には粘膜下組織と筋層があり，これらは肥厚している (Pl. XXIV-1)。食道の下端には盲嚢と噴門を通して続いている縦ひだが見られる。食道から幽門までの組織のちがいは上皮，固有層，粘膜下組織，筋層などの層の厚さ，細胞の形態や染色性などに見られる。それらの変化が連続的なために明確に境界づけることができない場合も少なくない。食道は噴門よりもまた噴門は盲嚢よりも上皮や筋層がうすく，胃底は盲嚢より筋層が厚く，幽門は胃底より筋層がうすい (Pl. XXIV)。幽門の末端には吻構造が伸長し，十二指腸に開口している (Pl. XXIV-2)。

十二指腸には杯状細胞が増加している。腸上皮の厚さは背腹に均一化し，この断面は楕円形ないし円形である。また縦ひだは背側にもあらわれているが，腹側のものより規模が小さい部分もある。回腸の小皮縁は伸長期幼生にくらべて小さい。また杯状細胞がない。縦ひだはほぼ背腹に同じように発達している。直腸では縦ひだの配列がみだれている。回腸と直腸を通じて固有層には白血球らしい細胞が多数観察される (Pl. XXVIII-3)。

Stage Ⅴ。シラス幼生になると食道は円筒状になる。食道には縦ひだが形成され，固有層や粘膜下組織も分化しはじめている (Pl. XXXIII-1)。上皮細胞は大きくなっているが機能的な分化を示すまでにはなっていない。食道も噴門に近い部分では粘膜下組織と筋層が発達している (Pl. XXXIII 2～4・Pl. XLII 1)。噴門の上皮細胞は食道のそれよりも好塩基性の性質が大である (Pl. XXXIV-3)。盲嚢は全般的に分化の進んだ組織をもつが，機能的な形態をもつまでになっていない (Pl. XXXIV-4・Pl. XXXV～Pl. XXXVII)。食道の後端部から盲嚢を経て幽門にいたるまでの組織の構造と形態変化は，連続切片からとり出した代表的な一連の写真 (Pl. XXXIII～Pl. XXXVIII) で示されているようにはつきり観察される。

十二指腸の杯状細胞は増加している。その他の点でも十二指腸の構造は組織学的に著しく発達する。なかでも固有層と胆嚢や膵臓につらなる消化液分泌腺の開口部周辺の組織の充実が顕著である (Pl. XXXIII 2・4)。回腸では縦ひだが非常に規則正しく走り，背側と腹側の形態的な差がまったくなくなる (Pl. XXXIV～Pl. XXXVIII 1・2)。直腸では縦ひだが規則的でなく，ひだも小さい。肛門に接する部分の直腸の上皮はち密で小さい (Pl. XXXVIII-3・4)。

Stage Ⅵ。食道の末端に近い部分ほど縦ひだの数が多く，一般に上皮層の細胞はひだの峰部にあるものとその谷部にあるものとで分化の程度に差が見られる。峰部の細胞は大きくて分化が進み，谷部の細胞は小さくて未分化なものが多い。食道の最下端部の峰部の細胞の中には粘液細胞への分化を示しているものもあり，これらの部分と噴門の上端とは上皮細胞の形態，固有層と筋層の発達の程度などで明りょうに区別できる (Pl. XLVI-1・2・Pl. XLIX-1)。盲嚢の筋層や上皮層は充実しているが腺構造が観察されない。このことは胃底にも共通していえることである (Pl. XLIX-1)。幽門のべん構造は吻状で非常に長く，連続切片から測定換算した内径は基部の最も太いところで90μ，先端の最も細いところで 15μ にすぎなかった (Pl. XLVIII 2～4)。吻の上皮と幽門部胃底の上皮との間には Pl. XLVIII 4 に見られるような凹入した境界があり，この構造は消化の機構に関係をもつものと推定される。

十二指腸の前端部にある杯状細胞は大きくその数も多い (Pl. XLVIII-2・3・Pl. XLIX-2)。

十二指腸の上皮は形態的に十分完成しているが，固有層や筋層は必らずしも十分な発達をとげているとはいえない (Pl. XLIX 2)。杯状細胞は十二指腸の後端部に近いほどわずかずつ小さくなっている (Pl. XLIX-1•3)。縦ひだも後方になるほど発達している(Pl. XLIX-1•3)。回腸の縦ひだも十二指腸と同じようによく発達し，その数は個体差もあるが10本前後で非常に規則正しく走っている。回腸には小さな杯状細胞が例外的に観察されることもあるが，それも回腸の前端部に限られ，中後部には全くない (Pl. XLIX-4)。また回腸に近い部分ほどそれが発達している (Pl. XLIX-4• Pl. L-1)。直腸の縦ひだは肛門部に近いほど不規則になり，小皮縁の規模も小さくなっている。固有層の白血球らしい細胞は回腸から直腸にかけて多数観察されるが，最もその数が多いのは回腸の後端から直腸の前半部にかけてである (Pl. XLIX -4 • P1. L-1)。

Stage VII。食道の縦ひだは不規則であるがよく発達している。ひだの峰部の固有層にはひだに平行して血管が走っている (Pl. LVII-1～3)。食道の上皮には少なくとも次にあげる4種類の細胞が観察される (Pl. LVII-1)。1) 粘液細胞：十分に分化した全分泌性単細胞線で，細胞の核と原形質はその基底近くにおしやられ，細胞内は粘液物質で占められている。この物質は Mallory 氏染色法で青色に，トルイジンブルーで赤紫色の異調染色をする。この細胞は血管のすぐ上に位置しないが，それ以外の上皮のどの部分にも観察される。 2) 保護細胞：上皮の直下にある血管を破覆している小さな円柱立方上皮細胞で，非常にち密でしかも硬さをおもわせる組織像を示している。この細胞は血管のないところには存在しないから血管を保護する役目をもっていると考え，この名をあたえた。 3) 主細胞：上皮細胞として比較的大きいが，上述の2種類の細胞のような機能的な分化が形態にあらわれていない。この細胞の性質はよくわかっていないが，多く存在する位置がひだの谷部であることから，あるいは特異な分泌機能をもっているのかもしれない。4) 補充細胞：上皮の基底部にある非常に小さな細胞で細胞の脱落・その他の現象が生じたときに補充の役目をすると思われるもの。

食道と噴門とは組織学的な差が明りょうである (Pl. LVII-2)。噴門の上皮には粘液細胞がなく，筋層も非常に厚い。この境界線上に気道が開口している。食物をとる前の盲嚢は縦ひだが走行し，飽食した個体ではひだが小さいかあるいはない。胃底部の筋層はよく発達し，縦ひだが常に観察される (Pl. LVIII-2)。幽門の吻状突起（弁）は十二指腸に突出開口していて (Pl. LVIII-1•2)，噴門や胃底部には小規模な胃腺らしい構造がある。しかし，現在のところ胃腺であるという確証を得ていない。

十二指腸には杯状細胞があるが， Stage VI のそれよりも一般に小さく，数も減少している。 (Pl. LVIII-)。腸のひだは不規則に走行し，縦横につらなるしわが生じている。解剖学的にこれは単一網目しわである。腸上皮にはっきり観察できるような小皮縁が見られない (Pl. LXII-4)。

稚魚期。この期のものでは変態完了直前の上述のようなシラス幼生と組織学的にはほとんど差がない。異なる点は噴門部と胃底部の腺構造の規模が大きくなつていることと，腸の縦ひだが完全に消失して，単一網目しわが完成していることである。

成魚。成魚の消化管は稚魚のそれとことなることが多い。成魚の体形をもっていても0年級の個体では稚魚と同様な組織学的形態や稚魚と成魚の中間的な形態をもっている場合が少なくない。しかし，1年級の個体と高年級の個体との間には本質的な差がない。0年級の消

化管が完全な成魚型になり切っていない例として食道の上皮細胞中にもしばしば保護細胞が観察される。成魚では保護細胞と主細胞がない。成魚の噴門と幽門ことに前者に腺構造が発達している (Pl. LXI-4•5 • Pl. LXII-1•6•7)。0 年級ではそれの発達程度がむしろ稚魚に近い。これらの腺上皮の細胞の種類はまだ決定されていないし，成魚の盲嚢に腺構造がないともいえない (Pl. LXII-2～5)。0 年級の十二指腸と回腸は単一網目しわから複合網目しわに変化しつつあり，1 年級では複合網目しわになっている。

第10項　鰾系器官の組織変化

マアナゴの鰾系器官は鰾・気道・赤腺からなっている。幼生の鰾は形態的にも機能的にも未分化で，組織学的には幼生胃や幼生の盲嚢に似ている点が多い。すでに述べたように気道は消化管と鰾を連絡し，消化管に開口する一端は細管となり，他端は非常に太い。赤腺は左右 1 対あって，気道が鰾に開口するところにあり，その部分の気道が陥入して袋を形成している。その袋の中に分枝した毛細血管が束状になって充満し，赤腺を形成している。

Stages Ⅰ・Ⅱ。気道は消化管への開口部近くで屈曲している (Pl. XIV 1～3)。この屈曲部より消化管側には太い血管がなく，屈曲部近くから太い血管が気道にそって赤腺へ走行している (Pl. XIII-4 • Pl. XIV-4)。この血管内の血漿には既に述べたような特異な染色性がある (Pl. XIV-4) また，上記の屈曲部よりも鰾側の輪走筋と縦走筋はよく発達し，上皮には縦ひだがあり，そこは盲嚢と同じような単層円柱上皮である (Pl. XIV-4•Pl. XV 1•2)。気道は厚い鞘膜につつまれている この鞘膜は気道が鰾へ開口する部分では疎で，ゆるい鰾の鞘膜と合一しているが，この開口部から赤腺に近い部分では鞘膜が合一していながら鰾・気道・赤腺の間にもまた薄膜が界在している (Pl. XV 1～3)．また，気道の陥入により形成されている袋嚢は無数に分枝した血管を包んで赤腺を形成しているが，この形態は腎臓における Bowman 氏嚢と糸毬体との間に見られる形態と本質的に似ている．後者との相違点は毛細血管の配列が規則正しいことと嚢内に血管が充満していること，および毛細血管の束が再び合一しながら袋嚢の他端にでることである (Pl. XV-2•3)。鰾の組織構成は幼成胃によく似ている。最外層の鞘膜は別として，その他の点は一致するところが多い。ことに粘膜下組織の発達程度と，Mallory 氏染色で青く染る性質は全く同じである。上皮は円柱立方上皮で気道のそれよりも厚く，その直下には血管が多数走行している (Pl. XVI 1～4)。この血管は赤腺の毛細血管が合一したものに由来している。

Stage Ⅲ。鰾と赤腺の規模は大きくなり，形態的な充実が見られる しかし本質的な変化はほとんどない (Pl. XXII-1)。ただ鰾の上皮層は多少肥厚し，細胞の核と基底部との間に小さな空胞状の構造が見られることもある (Pl. XVIII-2 • Pl. XXI 3•4 • Pl. XXII 1～3) 気道の上皮は伸長期幼生のそれにくらべて層がうすく，細胞が小さく配列も不規則になっている．また，上皮層の基底膜もほとんど観察されないし，そこには細管状の構造物が縦にはしっている (Pl. XXII～1•3•4)。

Stage Ⅳ．気道が消化管に開口する位置は食道と噴門との境界線上である．開口部近くの気道の上皮は円柱立方上皮であるが，わずかにはなれた部分では細胞の大きさが不均一になり，立方上皮の形質を失っている (Pl. XXVIII-4)。鰾に近づくと気道の細胞は大きさの不均一さが著しくなり，さらに細胞の境界も不明りょうになる傾向がある (Pl. XXIX-1)。気道に

そって走っている血管は，赤腺に近づくと非常に太くなりながら分枝し (Pl. XXIX-1・3・Pl. XXX-4)。赤腺の入口でさらに分枝して毛細血管化しながら赤腺の中に入る。赤腺の規模は Stage Ⅲ にくらべて非常に大きく，片側の毛細血管の数も 1,000〜1,200 に達している (Pl. XXX-1・2)。鰾の上皮は厚くなり，上皮細胞の核の基底側に見られる空胞はいく分大きくなっている。縦ひだの数は5本前後で，その間には小さなひだが観察される。粘膜下組織も充実しはじめ，構造は密になり血管や結締組織の線維が増加している (Pl. XXX-3)。

Stage Ⅴ。この Stage の系鰾器官は前方から後方へむけて Pl. XXXIII から Pl. XXXVII の写真で示される。気道の上皮の厚さは不均一で，上皮細胞の形態も不明りょうである (Pl. XLII-1・Pl. XLIII-1〜3・Pl. XLIV-1〜3)。マアナゴではこのような組織像は他の内臓諸器官の上皮から観察されない。このような上皮層の基底部に細管状の構造があることは既に述べた通りであるが，その構造は中空である (Pl. XLIII-1・2)。またある場合には液状のものが見られるし，ときには血液細胞らしいものも観察される (Pl. XLIV-2)。気道と鰾の合一部における両者の境界は上皮の形態的な差によりはっきりしている。気道の上皮の基底部に見られる特徴的な構造も境界部の鰾の上皮にはまったく観察されない (Pl. XLIV-2・3)。鰾の縦ひだの数は増加し，粘膜下組織の充実が著しく，Mallory 氏染色で青く染まる疎構造の形質が完全に失われているし，筋膜や鞘膜も充実している (Pl. XLIII-1〜3・Pl. XLIV)。上皮細胞の空胞構造には変化が見られない。赤腺の毛細血管の数は著しく増加し，約2,000〜2,600本に達している。また，毛細血管中には血液細胞が増加しているが鰾にガスが見られないところからまだガス分泌の機能がないらしい (Pl. XLII・Pl. XLIV-1・2)。

Stage Ⅵ。気道の縦断切片で見るとその上皮は波状構造をしている (Pl. XLVIII-1)。この形態から上皮にもガス調節のための弁のような役目があるのではないかと推定される。気道の上皮は一般に薄くなり，上皮の構造がむしろ退行的である (Pl. L-2)。鰾の縦ひだは不規則な走行をし，数が増加している (Pl. L-3・Pl. LI-1・2・Pl. LII-1〜3)。上皮細胞の核と基底部の間にある空胞構造は非常に大きくなり，ほとんど核と同じ大きさに達している (Pl. L-4)。この空胞がどのような機能をもっているのか，あるいはどのような目的をもっているのかまったくわからない。赤腺の毛細血管の数は2,300〜2,600（片側）位で，Stage Ⅴのそれと大差ない (Pl. L-3・Pl. LI-1)。この毛細血管中には赤血球が多数観察される (Pl. LI-4)。しかしガス分泌はまだ行なわれていない。

Stage Ⅶと稚魚期。気道と赤腺に著しい形態の変化がなく，赤腺中の赤血球が増加し，機能的には顕著な変化が見られる。それぞれは成長の進行にともなって規模が大きくなる。鰾の鞘膜と筋膜は十分に伸びきって薄くなっている (Pl. LIV-1〜6)。上皮は脱落している。

第11項　脳髄の形態変化

Stages Ⅰ・Ⅱ (Fig. 68-a)。脳の高さ（最大値）と長さの比（大脳の先端から小脳の後端までの長さ/脳の高さ）の値を B 値とすると，伸長幼生の B-値は1.2で非常に小さい。延髄の位置は小脳よりも視丘下葉にかたよっている。小脳は小さくて発達していない。ことに corpus cerebelli は小さく外見では認めることができない。視丘は下方に突出して大きい。視丘下葉と漏斗状部とは境界がなく合一している。

Stage Ⅲ (Fig. 68-b)。B-値は約1.3である。伸長期幼生にくらべて長さに変化がなく，高

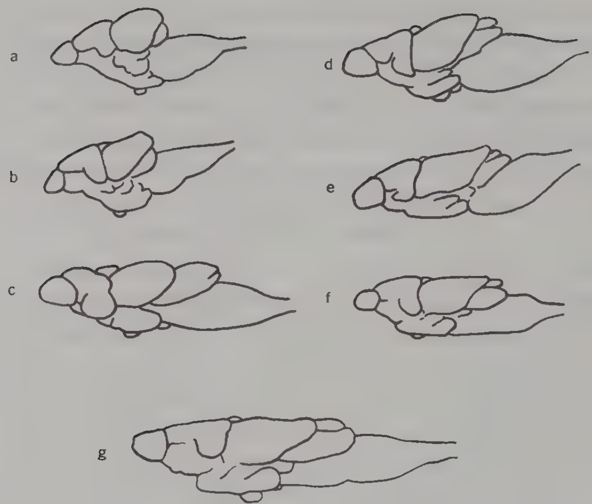


Fig. 68.　Morphological change of brain relative to metamorphosis.　a, Stage I ; b, Stage III ; c, Stage IV ; d, Stage VI ; e, Stage VII ; f, Stage AP-I ; g, Stage AP-II.

さがわずかに低くなっている。この期の特徴として嗅葉，視神経葉および小脳がやや大きくなり，視丘下葉が前方へむけて大きさをます。延髄の位置は視丘下葉よりも小脳側にかたよっている。

Stage Ⅳ (Fig. 68-c)。脳の各部分が前後に伸びて B-値は 2.8 に急に増大する。嗅葉と小脳が大きくなり，側面から見た脳の上下両面はほぼ平行になり，視神経葉と小脳は著しく後方へのびる。ことに小脳の表面には corpus cereblli があらわれ，eminentia granularis とともに後方へ著しく伸長する。側面から見た延髄の下側面は視丘下葉の下側面と同水準のところにあり，上側面は eminentia granularis の先端と同水準のところにある。

Stage Ⅴ。B 値は 2.2 で形態は Stage Ⅵ と大差ない。一般に Stage Ⅳ にくらべて前後の長さが短かくなっている。

Stage Ⅵ (Fig. 68. d)。B-値は 1.8，全般的に形態の充実が見られる。形態的には嗅葉と延髄が大きく，小脳は多少小さくなっている。この Stage にはじめて saccus vasculosus が観察される。

Stage Ⅶ (Fig. 68-e)。B 値は2.0で外見上 eminentia granularis と corpus cerebelli が完全に独立をしている。腹面から見ると視丘下葉と漏斗状部はやや区別できるようになり，延髄は幾分小さくなっている。

稚魚期の脳は全般的に小さくなっているが，その形態は Stage Ⅶ と大差ない。これらの事実は質的な充実を意味していると思われる。著者は伸長期の幼生から稚魚になるまでの脳を連続切片によって組織学的に観察したが，不明の点が多いのでここでは省略する。

Stage AP-Ⅰ (Fig. 68-f)。脳は前後に伸長し，B-値は約2.3になる。臭葉の下端はあきらかに分離して tuberculum taeniae を形成し，小脳もまた大きくなっている。伊勢湾産2年

級魚の脳はますます前後に伸長し，B-値は2.6になる。 eminentia granularis と corpus cerebelli が合一しているが境界は明瞭である。あたかも corpus cerebelli と lobus vagi が重なって延髄の一部のように見える (Fig. 68-g)。

Stage AP-II から Stage AP-IV にかけて，それぞれの脳を包む脂質の量の多少を比較した結果，肉眼でも Stage AP-II と Stage AP-III の脳膜間脂質は Stage AP-IV のそれにくらべて少ないといえる。また Stage AP-III の雌雄についてくらべて見ると雌の方が多少多いと思われた。しかし定量的に測定した訳ではないから断定できない。

第12項　化　　　骨

成魚の脊椎骨は葉形幼生の原始脊椎骨に石灰質が沈着して形成される。伊勢湾で採集されたすべての葉形幼生には既に原始脊椎骨が完成し，その数も決定されている。一般に原始脊椎骨の中央部に 1 対の脊髄神経節があり (Pl. LXIV-8)，末端の一，二の原始脊椎骨には 2～3 対の脊髄神経節が見られるような例外もある。そのようなときには左右の数がほとんど同じである。著者が入手した比較的幼若な葉形幼生の原始脊椎骨は，著者のKOH-グリセリン・アルコール・アリザリンレッド S 染色法でさえ淡桃赤色に染まるだけである (Pl. LXIV-1～3)。体の中央部ではわずかに淡桃色に染まっているにすぎない。化骨の進んでいない原始脊椎骨は，その長さとほぼ同じ長さの間隔をあけてならんでいる (Pl. LXIV-2・3)。化骨の進んだ部分の椎間の距離はせまくなり (Pl. LXIV-1～6)，変態完了の間近かなものは椎間軟骨をはさんで互に接している (Pl. LXIV-7)。また，個々の原始脊椎骨の長さは位置により多少の差があるが，同じ位置の原始脊椎骨の長さは，ほぼ一定していて変化が少ない。少なくとも，幼生としての最大全長に達した以後においては上述の主張はたしかである。

尾端部における骨格の形成過程は Pl. LXIII-1～7 に示した。伸長期・変態期にかかわらず葉形幼生の化骨はかまんであり (Pl. LXIII-1～3)，シラス幼生で化骨が急激に進行する (Pl. LXIII-4・5)。葉形幼生の尾部骨格の中で比較的化骨が進行しているのは鰭条だけである。やや石灰質の沈着が進行しているものに尾部棒状骨と神経環があり，原始脊椎骨はわずかに石灰質の沈着が認められたにすぎない (Pl. LXIII-1～3)。血管環，下尾軸骨，背鰭と臀鰭の鰭担棘は石灰質の沈着さえ見られず，軟骨質である (Pl. LXIII-1～3・Pl. LXV-1・2)。シラス幼生になると鰭条，尾部棒状骨，神経環，および原始脊椎骨の化骨が急速に進行し (Pl. LXIII-4・5)，ことに神経環の形成が早い。神経環の中心部は軟骨で (Pl. XXIII-1・Pl. LXV-1・2)，その周囲から化骨し，ついで軟骨の化骨が行なわれる (Pl. XXIII-1・Pl. LIX-1・Pl. LXIII-4・5・Pl. LXV-1～3)。尾部棒状骨では中央部の最表層に化骨が始まり，その表層を前後にむけて化骨し，中心部の軟骨の化骨はおくれる (Pl. XXXII-2・Pl. LIX-3・4・Pl. LXIII-1～7・Pl. LXV-1～3)。原始脊椎骨は完全な膜骨と推定され，トルイジンブルーで異調色をあらわさない (Pl. LXV-1～3)。一つの原始脊椎骨についていうと，その前後両端は始めのうち石灰の沈着がおくれているが，変態期に入ると前後両端の石灰沈着が著しい (Pl. LXIII-1～5)。血管環，尾部棒状骨，下尾軸骨の後縁部，背鰭と臀鰭の鰭担棘はもっともおそくまで軟骨の状態にある。これらはシラス幼生の中期ごろからわずかに石灰質の沈着をはじめ，化骨が完成するのは稚魚期である (Pl. XXXII-2・Pl. LVIII-3・4・Pl. LIX-3・4・Pl. LXIII・Pl. LXIV-2・Pl. LXV-1～3)。

変態期幼生の同一個体における原始脊椎骨の位置と化骨（石灰沈着）の生理的勾配との関係は次の通りである。マアナゴの幼生では頭部に接する部分と尾端部，とくに後者において高く，体の中央部で最も低い (Pl. LXIV-1〜6)。しかし，これらの点についても変態の進行程度により多少の差異がある。Pl. LXIV-1〜6 に示す一連の写真は Stage V の同一個体について原始脊椎骨を体の前方から後方に順を追ってうつしたものである。化骨のおくれている部分の原始脊椎骨は長さに変化がないが，直径が著しく太い。これらの原始脊椎骨の進行状態を染色された色の濃淡とその形態にもとづいて比較してしらべ，原始脊椎骨の位置と変態の進行程度との関係を立体グラフで模式的にあらわすと Fig. 68 にしめすようになる。このグラフは上述のように形質を比較の上で判断してあらわしたものであるから絶対的な正確さはもとよりない。しかし傾向を示す上では非常に意味がある。

頭部の形態は成長（変態）期により差がある。伸長期幼生と変態期幼生では吻端と頭頂との間にある門人部や吻端などの形態に著しく差がある。これらの変化は頭部骨格の化骨や，それに先行する脳髄の形態変化によるものであろう。伸長期幼生で早くから化骨している部分は上下両顎骨と副楔状骨である。

鰓皮骨と角舌骨の間に次のような二つの変化がある。同一個体の鰓皮骨と角舌骨の接着点の形態が，前方から後方になるにつれて Fig. 69-a〜e に示すような変化をしている。すなわち，前方の鰓皮骨の接着点には矢じり状の構造が発達して角舌骨中に深く入っているが，後方のものは矢じり状構造が不明りょうになり，角舌骨中に深く入らない。もう一つの事実は，同一の鰓皮骨が幼生の成長および変態の進行にともなって Fig. 69-e〜a のような順序で形態変化をして角舌骨に接着する。すなわち，比較的幼若な幼生の鰓皮骨は角舌骨との付着点で丸味を帯びているが，変態の進行にともなって鰓皮骨の先端はするどくとがって矢じり状になり，同時に角舌骨に深く入り込む。変態後の個体ではこれらの変化がほとんどない。

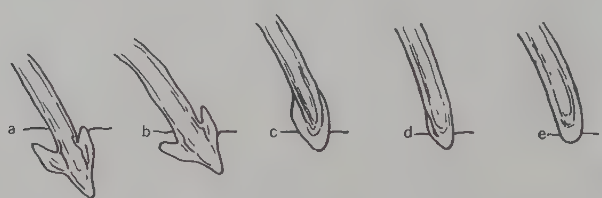


Fig. 69. Schematical illustrations of the differences (a〜e, anterior to posterior) in the branchiostegalls due to their cohesion with the ceratohyal. Change of cohesion (e〜a, younger larva to elver) in relation to the progress of metamorphosis.

変態期における化骨には軟骨性化骨，膜性化骨およびこれらの両者による化骨がある。軟骨性化骨としては鰭担骨や尾部棒状骨の後縁端が (Pl. LXIII 7・Pl. LXV-1・2・4)，膜性化骨としては（原始-）脊椎骨，頭蓋骨，鰓蓋骨などの板状骨がある (Pl. LXIII・Pl. LXIV・Pl. LXV)。両者がともに化骨にあづかる場合についてはすでに述べた通りである。

軟骨性化骨がどのようにして行なわれるかをしるため，胸鰭の基部にある basalia と radialia，あるいは尾部棒状骨の後縁端について観察すると，化骨しつつある部分の軟骨細胞は哺乳動物で知られているように扁平になり，その周辺の軟骨基質は構造がち密になって石

灰質の沈着をまねいている (Pl. LXIII-7・Pl. LXV-3)。膜性化骨の場合には化骨の中心から放射状に化骨し，その辺縁が化骨の成長線を形成している。この部分には多数の骨芽細胞が接着し，その周辺の間質には wandering cell が観察される。化骨の終った部分にはこのような細胞が少ないし，ある場合には全く観察されない。脊椎骨形成では，中心膠質部の中央部にあって脊索などを囲んでいる濃密な膠質域の中に観察される wandering cell が骨芽細胞になるようである (Pl. XVI-3・Pl. XXIII-2・Pl. XXXI 3・4・Pl. XXXII 3・Pl. XLV-2・3・Pl. LIII 2・3・Pl. LX-1・2)。また，wandering cell と骨芽細胞の中間型の細胞もしばしば観察される。しかし， wandering cell の総てが骨芽細胞になるのではないらしい。軟骨性化骨と膜性化骨の両者による場合は，一般に軟骨の周囲に骨芽細胞による膜性化骨が先行し，軟骨性化骨が周辺部から中心部にむかって不規則に進行する。この場合にはいわゆる前述のような軟骨細胞の扁平化をともなわないで周辺部から軟骨の基質も細胞も骨質化していく場合が多い (Pl. LIX-1)。このほかに管状骨の関節部などの成長点において軟骨性の化骨が観察されるし，太さの成長が膜性化骨と推定される場合も少なくないが，これらはいずれも変態後におこるものであるからここでは省略する。

全般的に見て Stage Ⅳ は化骨の準備期，Stage Ⅴ と Stage Ⅵ は進行期，Stage Ⅶ は完成期，稚魚期は完了期ないし充実期というべきであろう。

第13項　軀幹筋・周辺膠質層*および中心膠質部**

葉形幼生の尾部を横断した切片標本について，体の構造を知るため体表から脊索へむかって組織の配列を見ると，外側より被覆上皮・真皮・皮下層に相当する周辺膠質層（この層は軀幹筋を包み，とくに背腹両側でよく発達している）・軀幹筋層・周辺膠質層と中心膠質部をわけている2枚の薄膜 (Pl. XVI 1・2)・中心膠質部（ここはその占める位置と形質の差から疎膠質域と密膠質域にわけられる)***・脊索および脊髄の順に成層している。

Stages Ⅰ・Ⅱ (Pl. XVI)。伸長期幼生の軀幹筋層の巾や厚さはその部分の体高や体巾にくらべて幼若なものほど狭くうすいし，筋線維の数もすくない。背腹の周辺膠質層には膜性の結締織が数条見られ，これにそって軀幹筋が背腹に伸長する。この膜性の結締織の間に微細な線維構造がよく発達し，膠状物質が少ない。ここは Mallory 氏染色ではほぼ均一に青染するが，トルイジンブルーでは異調色が紫青色 (PH. 2.0) を帯びている。中心膠質部は脊索などを中心にして背腹にのび広い範囲を占めている (Pl. XVI-1・2)。疎膠質域には一見して方向性をもっていないように思われる多数の線維が観察され，膠質が少ないように見える。しかしよくしらべると線維は密膠質域から派生したものか，あるいは2枚の境界膜の内側のほうの膜から派生したものであって決して無方向性ではないし (Pl. XVI-1・2)，トルイジンブルー染色したとき，これらの線維と密膠質域とが同じ染色性をあらわすことから，組織標本で細く線維状に見えるのは生時に膨じゅん膠状のものが，脱水処理によってそのような形態をあらわしたといえよう (Pl. XVI-1・2・Pl. LXV-5)。したがって，そこには線維 — たとえそれが膨じゅんしていたとしても　が存在していることは疑いない。疎膠質域は線維のみ

* 周辺膠質層 (peripheral gelatinous layer)
** 中心膠質部 (gelatinous core)
*** 疎膠質域と密膠質域との間には境界膜がない。

が Mallory 氏染色で青色に染るから，淡青色に見えて密膠質域と区別できる。密膠質域は脊髄や脊索を包みとくに原始脊椎骨のある部分に発達していて，その中には多数の wandering cell が散在する。原始脊椎骨や他の化骨しつつある部分には骨芽細胞も観察される (Pl. XVI-2•3)。この部分はち密で Mallory 氏染色で青染し，トルイジンブルーで桃赤色 (pH. 1.5) に染色される。pH. 3.5 ではトルイジンブルーで紫色にそまる (Pl. LXV-5)。密膠質域はそれ自体が微細な線維性の基質であるかもしれないが，膠質が濃密であるためにそのような構造が観察できなかった (Pl. XVI-3)。

Stage Ⅲ (Pl. XXIII-1〜4)。幼生として最大全長に達した個体の周辺膠質層は多少濃縮しはじめている。すなわち，その占めている部分は体側にそって非常に狭く (Pl. XXIII-1•3)，背腹両縁も狭くなっている。Mallory 氏染色法で濃染し，膜状結締織の発達が顕著である。皮下層の結締織線維や筋層に接する線維はよく発達し，筋鞘膜化している。軀幹筋の層は厚くなり背腹にものびているが鰭動筋に接するほどではない。中心膠質部はわずかに狭くなっている (Pl. XXIII 1•3)。疎膠質域の線維構造は数が増加し，一般に太くなっている (Pl. XXIII-1•3)。そこには稀に線維芽細胞が線維化しつつあるものも見られる。密膠質域には wandering cell が著しく増加し，疎膠質域との境界近くには線維芽細胞が見られるし，化骨の進行しているところには骨芽細胞が観察される。また wandering cell のなかにはそれぞれへの分化の過程にあるものも少なくない (Pl. XXIII-2)。密膠質域にも線維構造は明りょうに観察される (Pl. XXIII-2•4)。トルイジンブルーに関する中心膠質部の染色性は変化がない。

Stage Ⅳ (Pl. XXXI•Pl. XXXII-1〜3)。周辺膠質層はます濃縮し，皮下層にはほとんど膠状のものが見られず線維質化している。この部分もトルイジンブルーで紫青色 (pH 2.0) に染色される。筋層下にはこの膠質が多少のこっている (Pl. XXXI 1•2・Pl. XXXII 1)，背腹両端には多量の膠質が観察される。これらの部分の膠質の濃縮にともなって結締織が充実している。軀幹筋層は厚さとともに背腹にものびて鰭動筋に接近する。中心膠質部は狭くなり (Pl. XXXI 1•2・Pl. XXXII-1)，疎膠質域には線維構造が著しく増加している。密膠質域の線維構造も増加しているが，染色性などの性状は Stage Ⅲ と同じである (Pl. XXXI 3•4・Pl. XXXII 3•Pl. LXV-6)。また，ここには wandering cell，骨芽細胞や線維芽細胞も増加している (Pl. XXXI-3•4・Pl. XXXII-3)。

Stage Ⅴ (Pl. XLV 1〜3)。シラス幼生の周辺膠質層は背腹両端の一隅にわずかにのこっているに過ぎない。ほとんどが皮下結締織や筋鞘膜になっている (Pl. XLV 2)。軀幹筋は背腹両側にある鰭動筋に接している。中心膠質部はますます狭くなり (Pl. XLV-2)，疎膠質域は多数の線維で占められている。線維は概して太く，Mallory 氏染色法で青色，トルイジンブルーで桃赤色に染まる。なお，前記の皮下締結織などの周辺膠質層に由来するものはトルイジンブルーで異調色をあらわさない。密膠質域にもに多数の線維が観察される (Pl. XLV -1•3)。染色性は疎膠質域と同じであるが，多少濃染される。wandering cell や芽細胞も多数観察されるが，骨芽細胞は化骨がおくれている部分に多い (Pl. XLV-3•4)。

Stage Ⅵ (Pl. LII-4•Pl. LIII)。周辺膠質層は全く観察されず，その部分には結締織性の線維が発達している。軀幹筋はかなりよく充実し，ち密になっているが，変態後の個体にくらべて筋線維はまだ太く長い。中心膠質部はさらに濃縮し，個体によっては（あるいは体の部

分によっては）疎膠質域と密膠質域がそれぞれ著しく濃縮し，両者の区別がつけられない場合もある（Pl. LIII-1）。一般に背側の疎膠質域の方が腹側のそれよりも先に線維化し消失する。ことに化骨の進行している神経環に接する部分は骨膜化している（Pl. LII-4・Pl. LIII-1）。密膠質域も線維質が増加している（Pl. LIII-1〜3）。腹側にある密膠質域には wandering cell も多く，血管環に接する部分には多数の骨芽細胞が観察される（Pl. LII-4・Pl. LIII-1）。しかし，他の部分は線維芽細胞が多い。染色性は疎膠質域も密膠質域も Mallory 氏染色法で青色に，トルイジンブルー (pH 1.5) で桃赤色になる。

Stage Ⅶ（Pl. LVIII-3・4・Pl. LIX）。変態末期の軀幹筋は充実し，ほとんど稚魚の軀幹筋と差がない（Pl. LVIII-3・4）。周辺膠質層は完全に消失している（Pl. LVIII-3・4）。中心膠質部も神経環の基部と血管環の基部に多少残っている，ほとんど線維化している。線維質化した部分はトルイジンブルーの異調染色に陽性の反応を示しているが他の部分では異調色が弱くほぼ青色に近いし，pH 2.0 では完全に脱色される。このように異調色の弱い部分ほど線維化が進行している（Pl. LIX-1）。

稚魚では中心膠質部がほとんどなく，骨膜化した部分の構造が成魚より多少疎で，時にはトルイジンブルーで弱い異調色を呈する。その他の点では成魚のそれと全く差異がない。

このように変態の過程における軀幹筋の発達と中心膠質部の占める容積の減少とが逆相関的な関係をもち，骨形成と線維形成の複雑な関係をともないながら変態を完了する。以上の観察は尾端からかぞえて10個目までの尾端部（原始）脊椎骨の部分について観察した結果である。したがって化骨の項目で述べたように，体の中央部などは分化の生理的勾配の谷間であるから，筋層の充実，中心膠質部の消失あるいは周辺膠質層の退行などが，尾端よりもはるかにおくれていると推定されるので，その点に注意しなければならない。

第3節　考　　察

生活史において葉形幼生の過程を経て成魚になるものは変態現象やその機構が非常に複雑である。それらの複雑な現象や機構も，その一つ一つが互に複雑な関連をもっている。

魚類の色素形成については Schmidt (1909)，Schnakenbeck (1931)，DuShane (1943・1948)，Goodrich (1950)，Orton (1953)，Ahlstrom・Ball (1954) などが種々の魚類についてしらべている。彼らは発生過程および稚幼魚の時期に成魚型色素細胞がどの部分に出現し，どのような順序でどのような広がり方や細胞の増加を行なうかということを説明し，その結果を後期発生過程の期の区分基準に用いたり，あるいは稚魚期や変態期を細分するときの標徴に用いたりしている。Grassi (1919) は *Anguilla vulgaris* に，高井（1959）はマアナゴについて変態期を細分し，その主要形質として色素細胞の出現状態を用いている。幼歯の脱落は色素細胞とともに重要な形質として Schmidt (1909) や上述の高井（1959）によりとりあげられている。著者の観察結果では，幼歯や色素細胞は観察しやすい形質であるが，体形の形態変化や臓器形成の程度とこれらの形質（幼歯・色素細胞）との間の関係が不規則である。すなわち，色素細胞はその出現状態に大きな個体差があるし，幼歯の脱落は色素細胞以上に個体差が大きい。また，幼歯の脱落には高井（1959）のいうような前歯と後歯の間の一つの傾向はない。幼生期の区分を一・二の形質に基準をおいて行なうのは危険であって，多数の形質や測定結果から綜合的に結論づけるべきであろう。したがって幼歯や色素細

胞を期区分の形質として重要視しすぎてはならない。

著者はメラノフォアーを幼生型と成魚型とにわけ，さらに前者を大形のものと小形のものとに区別した。幼生型メラノフォアーは成魚型のものとことなり，規則的な配列あるいは規定された場に正しい位置を占めていて，伊勢湾で採集された葉形幼生には必ず観察される。しかも上述の規則的な配列や規定された場はカタクチイワシ（*Engraulis japonica*）のシラス期の個体に見られるメラノフォアーの配列と相似的であり，さらに大形の細胞と小形の細胞の場の一致も大体認められる。あるいはこれらの場がハダカイワシ科（*Myctophidae*）に属する魚類の発光器の位置に類似する場合もある。これらの発光器にはメラノフォアーがよく発達し，しかも同系統の神経支配下にあると考えられる。したがって，このような相似や類似がこれらの魚類の間にある類縁関係を意味しているのかもしれない。

幼生型メラノフォアーのうちで大形なものの機能は全くわからない。小さな細胞は変態が進行するにつれて鰭条先端部にむかって移動するから，成魚の臀鰭と背鰭の辺縁部にある黒色色素の起源でないかと考えられる。しかし，まだ十分な論拠は見い出されていない。

成魚の色素細胞のうちで褐色の色素顆粒をもち，細胞の形態が明りょうでない褐色々素細胞がメラノフォアーと同質性か否かということもわかっていない。しかし形態的には明らかなちがいがあるし，酸性過マンガン酸カリ液での脱色も前者は後者よりも容易に行なわれるから別種の細胞として扱うのが正しいだろう。マアナゴの側線孔や背側軀幹に色素細胞を欠く白色点が形成されている。マアナゴ属を認める研究者（JORDAN など）はこの小点をマアナゴ属の分類学的特徴としてあつかい，アナゴ属にすべきであると主張している研究者（浅野など）は，これを種の特徴と考えている。著者もほかにマアナゴ属としての十分な解剖学的根拠があるならばマアナゴ属を認めることができるが，色素細胞を欠く白色小点の配列を属の特徴としてとりあげるのは賛成できない。

変態期を通して皮膚に見られる形態的な変化として粘液細胞の分化と数の増加，味感球や孔器などの数の増加と形態的な発達，上皮層の肥厚と脱落の難易，皮下組織の充実と色素細胞の増加などをあげることができる。これらの形態的な充実は変態期の葉形幼生にも徐々にあらわれているが，シラス幼生になるときにこれらは急激な形態変化をしている。その原因は椎間部の短縮による全長の縮まり，半浮遊生活から底生遊泳生活への生態変化あるいは食性の変化という必然性に迫られているからと考える以外に説明しえない。

アナゴ科魚類の側線管鱗について吉野・浜田（1950），浅野（1955），小林ら（1960）などの報告がある。吉野・浜田はこれを鱗様物質と名づけ，浅野は側線鱗，小林らは側線鱗痕あるいは鱗様体となづけている。このように名称も統一されていない。著者はこの鱗状の石灰質の小体が小林ら（1960）のいうように側線鱗の痕跡であっても，その占める位置や形成の状態から側線神経の保護をかねて，ある種の機能をもつ装置と推定されるから，側線鱗は体表にあって側線管の開口しているものに用いる名称とし，側線管内に存在するものについては側線管鱗と称した方が適当であろうと思う。

伸長期幼生の口腔上皮には分化した粘液細胞や味感球が少なく，上皮層も非常にうすい。このような形態は食物をとることができる体制でないと思われるが，鋭利な幼歯の存在や消化管内に見られる消化物から，口腔上皮が未分化な形態をしていても食物をとりうることがわかる。葉形幼生の口腔内の味感球は形態的にも原始形で機能をもっていないと推定される

ものが多い。シラス幼生では味感球の大きさが小さくても形態的にととのっていて機能的になっているといえる。このような味感球は著者（1956）がフナ（*Carassius auratus*）で報告したように保護細胞につつまれている。味感球の増加，粘液細胞の増加および口腔上皮の肥厚が顕著になるのはシラス幼生になってからであって，それらの現象は食性の転換と摂餌活動への前兆と考えられる。

マナゴの成魚の鰓孔付近に粘液腺がよく発達し，粘液の分泌が盛んに行なわれることは一般的常識になっている。著者はこの部分の組織学的記載についての報告に接していない。伸長期の葉形幼生ではこの粘液腺上皮は分化の前兆を示しているだけで機能的でない。幼生として最大全長に達してから形態的にも機能的にも急激な発達が見られシラス幼生の体形をもつようになるとほぼ完成しているところから，この分泌腺上皮が鰓葉の形態および機能の分化・充実と相関性をもつように思われる。また，成魚で発達しているこの組織が葉形幼生に観察されないのは，成魚と葉形幼生との生態の本質的相違によるばかりでなく，呼吸器系器官の相違が大きな原因の一つなのではないかと推定される。このような推定の根拠として幼生の血液の性状や鰓葉の形態的未分化があげられるが，前者についてはさらに今後の研究を必要とする。さて，この粘液腺上皮には巨大核細胞が観察されるが，その細胞についても過去に細胞学的組織学的報告がなされたことを知らないし，観察の結果からも，この細胞の由来や機能は全くわからない。

硬骨魚の甲状腺は分散不定形の器官であるという MAURER (1886) の記載いらい非常に多数の研究が行なわれている。魚類の甲状腺ホルモンと変態との関係は MURR・SKLOWER (1928) が観察し，甲状腺上皮の分泌機能が変態期に高まることを認めている。このうらづけとして SWINGLE (1918) や ALLEN (1918) の両せい類の変態期における甲状腺ホルモンの役割に関する有名な研究をあげることができる。彼らは甲状腺ホルモンが強い脱水作用にあづかり，さらに変態の促進を起こすことを証明している。マアナゴの場合にも著者は甲状腺上皮の分泌機能が亢進するのがシラス幼生期であり，しかも甲状腺の発達と中心膠質部の状態とが逆相関性をあらわしていることを知った。すなわち，甲状腺の発達が著しいシラス幼生には中心膠質部の占める容積が非常に狭くなり，膠状物質は線維化などの急激な変化をする。このことは明らかに脱水作用が行なわれているといえる。しかし，著者は甲状腺の機能が脱水作用を起こしているという実験的証拠をまだえていない。甲状腺の機能が変態に必らずしも直結するとは限らない。その例として，HOAR・BELL (1950) および HOAR (1951) は鮭鱒族魚類について稚魚期の生息環境の変化にともなう環境の塩分濃度の変化が甲状腺の機能亢進に関係することを実験的に証明した。マアナゴで伸長期の成長－汽水域への回遊－変態という過程において甲状腺がその期間に果す役割は重大であり，非常に複雑な機能をもっているといえよう。

マアナゴの変態期には甲状腺にいくつかの特徴的な形態変化がある。伸長期の葉形幼生には濾胞数が少なく，その上皮も薄いが濾胞内には甲状腺物質が観察される。変態期幼生では濾胞数が多く，上皮は薄く，しかも濾胞内に甲状腺物質が観察されないものが多い。シラス幼生では変態期の葉形幼生がもっている濾胞数と大差ないが，上皮は厚く，濾胞内に甲状腺物質が充満し，しかも間質がよく発達している。また，マアナゴの甲状腺は Stage AP-I まではすくなくとも分散状でない（完熟近い個体などについては観察していない）。これら

の特徴の中で最も興味深い点は，変態期に入ってもレプトケファルスの体形をもっている間はたとえ濾胞数が増加しても，濾胞の中には甲状腺物質が観察されないものが多いことである。このことは SWINGLE (1918) や ALLEN (1918) の考えをうらづける一つの証拠といえよう。

魚類の造血機構や血液細胞の分類は DAWSON (1935), DUTHIE (1939), CATTON (1951), YUKI (1957) などが報告している。しかし，魚種により，あるいは研究者により研究の結果が一定せず，細胞の分類さえまだしっかりと定義づけられていない。まして幼生や稚魚の造血機構や血液細胞の分類については部分的な研究が行なわれているだけであって，体系づけられた研究は行なわれていない。たとえば，西田 (1955) はサケ (*Oncorynchus keta*) の発生過程における造血が卵黄物質中で行なわれる可能性を指摘しているし，他の研究者は脾臓・肝臓・腎臓あるいは腸の固有層で造血がなされていると述べている。著者もマアナゴの葉形幼生の造血がこのような実質性臓器の間質や腸の固有層で行なわれていることを推定し，ある場合には確認もしているが，すでに述べたように幼生の血液細胞の分類さえ正確に行なうことが困難な現状である。そこで成魚の赤血球に相当すると推定される洋梨形血液細胞について考察する。洋梨形血液細胞が成魚の赤血球に相当するものであろうという推定の根拠は，この細胞にはしばしば HEINZ 氏小体と全く同一形質の光輝顆粒が観察されるからである。この小体はシラス幼生や成魚の赤血球にもしばしば観察されるし，哺乳動物の無核赤血球にも観察されるものである。この小体の成因は生理的条件の悪いときや，またある場合には死後変化として赤血球に出現することが知られている。このような顆粒をもっていることから，洋梨形血液細胞が成魚の赤血球に近い機能的あるいは生理的類似をもっていると推定したのである。さらにこの細胞はシラス幼生期になって赤血球が増加しはじめると減少し，稚魚期には観察されないから，赤血球の代行的な機能があるのではないかと考えられた。この細胞がどこで発生するかということは重大な問題である。この洋梨形細胞は肝臓・腎臓・脾臓・腸の固有層などの全身の血管内に観察されるが，血管以外の間質にはあまり観察されないし，観察の結果から上記の4組織のうち造血の可能性の多い部分でさえ造血しているという証拠が全くえられなかった。しかし，心臓球の内皮にはこの細胞と全く同形のものが厚層を形成し，しかもその表面の細胞は心臓球の腔内に多数の脱落像を示していた。したがって心臓球が洋梨形血液細胞をつくる一つの場であることはまちがいない。さらにその証拠として，マアナゴは変態の進行にともなって心臓球の内皮層がうすくなり，かつ，心臓球そのものも退行的になって変態完了前に球構造は消失し，たんなる血管としての形態をもつようになる。この点でも洋梨形血液細胞が循環血液中で減少するのと相関的である。ただ脱落しつつある細胞には Heinz 氏小体とよばれる光輝顆粒が観察されなかった。その理由についてはわからない。

洋梨形血液細胞が赤血球と発生の由来が相違するにもかかわらず，全く同形質の光輝顆粒が見られるのは既に述べたように機能的な類似によると考える以外に説明できない。また細胞の由来が相違するという一つのうらずけとして，洋梨形血液細胞をナイルブルー SO_4 で超生体染色しても細網構造が出現しない。この細網構造は“無核赤血球の脱核の際の産物である”と一般にいわれている。魚類の若い赤血球にもこの構造があることを CATTON (1951) も述べている。著者（未発表）は貧血病（肝変性と貧血をともなう一流行病）と思われるニ

ジマスおよび人為しゃ血により貧血におとしいれたフナの赤血球について細網構造をしらべ，有核赤血球（魚類）の細網顆粒には核蛋白が含まれず，核濃縮の際に脂質が細胞質中に出て，それが超生体染色の際の弱塩基性色素でコアゼルベートしたものであると考えている。もし，著者のこの考えが正しいとすれば，洋梨形細胞は規則的な核濃縮を起こさないことを示しているから，赤血球と本質的に相違すると結論づけられる。

赤血球の出現状態は臓器諸器管の分化の程度や体形の変化とほぼ平行的である。だが，成魚型メラノフォアーによる色素形成の程度とはしばしば一致しない。したがってシラス幼生の期細分の際に体表を通して観察される臓器や血液の色調はその基準の一つとして非常に重要な形質といえる。

伸長期幼生の心筋はほとんど発達していないが，変態期に入ると急激に充実している。また，伸長期幼生の心臓球は非常に発達した筋層をもっているが変態期に入って変態が進行するほど筋層が退行する。この両者の逆相関性から，葉形幼生の血液循環機構の中心になるものが心臓球であり，変態の進行にともなって心臓球と心臓とが協調して働き，変態末期以後は心臓がその中心になると考えられる。しかし，伸長期幼生の粘性に富んでいると思われる血液と，未分化な形態をもつ鰓葉の存在から葉形幼生の血液循環機構の中心が心臓球のみであると結論づけることは勿論できない。

小川（1959）は腎臓に糸毬体があるかないかによって魚類を淡水魚と海産魚にわけることができると述べ，ウナギ（*Anguilla*）やゴンズイ（*Plotosus anguillaris*）は腎臓に糸毬体があるから本質的に淡水魚であったのだろうと主張している。マアナゴは海産魚であり，葉形幼生の伸長期には糸毬体がなく，しかも変態期に入ると糸毬体が形成される。また，ウナギと同様に腎臓の細尿管には distal convolution segment も明りょうに存在している。これらの事実だけからでも小川（1959）の推論は疑わしい。著者（未発表）の各種魚類の腎臓の観察結果*からマアナゴはもち論，ウナギやゴンズイに糸毬体があるのは当然で“糸毬体があるから本来は淡水魚であったのだろう”などという推論はむしろ無謀といわねばならない。

糸毬体の数は変態の進行にともなって徐々に増加する。しかも，そのような変化とともに一つの糸毬体の中に観察される loop の数が増加し，形態的にも機能的にも充実してゆく。成魚では loop の数は非常に多くなり，しかも互にからまりあって Bowman 氏嚢に一ぱいになり，loop の全長を増加する。これは糸毬体の機能を考えたとき一つの糸毬体の loop の総全長の増加が非常に重要な意味をもっていることがわかる。さらに葉形幼生と成魚の生態の本質的な相違から考えても糸毬体の有無が，その魚の生態学的な生活史と関連づけられるだろう。

葉形幼生の原腎については現在も不明な点が少なくない。原腎が幼生期間中にだけ見られるものであり，変態期になるとその後端から徐々に退行消失し，短小になってゆくことや，伸長期幼生においても糸毬体がないといってもかなり高度の発達をした中腎を所有していることから，原腎は個体発生中に見られる系統発生の一つのあらわれにすぎず，大きな機能的

* 淡水魚には糸毬体があり，海産魚にはこれがあるものとないものとある。海産魚の糸毬体の有無はその魚類の生態に関係しているようで，表層回遊性で遊泳力の大きな高鹹度域に生息するものは糸毬体がなく，底生浅海性で遊泳力の小さいものや生息環境の塩分濃度の変化によくたえるような魚類には糸毬体が見られる場合が多い。今後さらに深海魚などについても観察し報告する予定である。

な意義をもっていないとも考えられる。しかし，この点についてはさらに幼若な個体をしらべる必要がある。なお，Stanius 氏小体や頭腎については観察が不足であるので，考察を略する。

マアナゴの変態期幼生の中腎間質が淋巴球系の造血に，脾臓が赤血球の造血に，腸の固有層が白血球系の造血にそれぞれ関与していることは疑いないが，細胞学的な観察をしていないので詳しいことは述べられないし，CATTON(1951) のいうような“赤血球の大半が脾臓で造血される”という主張がマアナゴにあてはまるかどうかということもわからない。

伸長期幼生の消化管には機能的な盲嚢がなく，成魚の噴門—盲嚢—胃底—幽門といういわゆる胃の代行として，食道の末端部に多少膨化した幼生胃がつらなっている。このことは伸長期幼生と成魚の間に本質的な食性の差があるためと思われる。また，伸長期幼生の消化管，とくに食道の形態は摂餌が可能であるとは思えない。この点については口腔の未熟な上皮層について述べたことと同じことが考えられる。変態期に入ると摂餌しなくなり，この期間に著しい変化が3つの部分に見られる。第1に食道があげられる。食道の組織の分化充実が起こるのは概しておそく，Stage VIである。Stage VIIになると上皮に特異的な分化が見られる。それは食道に形成された縦ひだの峰部などに血管が走行し，その上を覆っている保護細胞が出現することである。このような細胞については，まだ報告されていない。しかも1年級の個体ではこの特殊な細胞は観察されなくなる。このことから，著者はマアナゴが変態完了の前後に食物をとったとき，最も食物にふれやすい食道の縦ひだの上を走っている血管を，この細胞が食物による外傷を防ぐための合目的性をもち，幼若な一時期に限ってあらわれるものと考えた。第2に胃があげられる。変態期に入ると盲嚢が発達しはじめ幼生胃は噴門，胃底および幽門に分化し，しかも噴門と胃底は直接連絡せず，盲嚢をはさんで連絡している。変態完了時にはほぼ成魚の胃型と同じになる。また変態完了までに幽門の後端が吻状弁となって十二指腸に突出することや，マアナゴの胃腺が噴門部で最もよく発達していることも重要なことである。それは盲嚢に腺となづけるようなものがなく，しかも食性から考えて強力な消化液を必要とし，かつ消化液の流れる方向が消化物の動く方向に逆流しないということから噴門部に胃腺が発達したのであろうと思われる。第3には腸の形態変化をあげる事ができる。変態の進行にともなって十二指腸の前端部の杯状細胞は後方に向って増加してゆくが，回腸には杯状細胞が観察されず，回腸から直腸にわたって小皮縁が存在する。この小皮縁は杯状細胞が見られないところに限られるし，伸長期幼生では十二指腸の後端と思われるような部分にも観察される。腸管は幼若の個体ほど背腹に扁平で，しかも腹側の上皮が非常に厚く，さらに縦ひだがあってその表面には異常と思われるほどに発達した小皮縁がある。しかし背側の上皮は極度に薄く，縦ひだもなければ小皮縁の発達もよくない。幼生のときの消化管がなぜこのような形態をとっているのかその理由は全くわからない。変態の進行にともなって，腸管は短かくなりながら腹側から背側へ向って腸上皮の総ての形質の均一化が行なわれる。以上の3部分における変化は互に相関性あるいは逆相関性があり，同一個体における分化の程度は常に規則的に行なわれていて，Stage Vの個体以外では臓器や血液の色調と消化管の形態的な分化とがかならず平行的である。

SUEHIRO (1942) は消化管のしわにより食性をわけている。彼はマアナゴの腸管のしわが複合網目しわであると述べている。著者の観察による Stage VI までは規則正しく走行する

縦ひだであるが，末期には不規則になりはじめ，摂餌したものでは不規則な小じわが形成される。稚魚になると単一網目しわを形成し，1年級魚になるとはじめて複合網目しわをもつ。この間に食性の変化があるとは考えられないから，この形態変化の意義がどのようなものであるかを論ずるためには生理学的なうらづけが必要である。また回腸の末部から直腸の前端にかけて見られる著しい屈曲も，その成因を説明することは現状では不可能である。

伸部期幼生の肝臓は間質の性状や胆嚢の未分化な状態からみて消化器系臓器として成魚のような機能があるとは考えられない。また，この時期の肝臓の血管系は非常に大きな空洞状であって，肝臓の見かけの大きさは非常に大きい。なぜ血管がこのような形態をもつか全くわからない。シラス幼生になると実質細胞も間質と同様に充実しはじめている。この実質細胞中に脂肪滴が観察されるようになり，変態が進むにつれて摂餌もせず，エネルギーの消もうをつづけるにもかかわらず脂肪滴の大きさは増大する。その理由とこの脂肪性物質に何か由来しているかということは非常に興味ある問題であるが推測さえ困難である。

肝臓は変態末期になって胆嚢とともに消化器系臓器としての役割をもつようになると考えられるが，この時期に噴門に胃腺が発達し機能的になっていることから，両者の間にも相関性があるのではないかと考えられる。その反面，伸長期幼生の膵臓は非常に大きくて形態的にもよく分化し，チモーゲン顆粒を多数細胞内にたくわえているが，変態期になると徐々に退行的になる。さらに幼生胃には胃腺のような構造もなく，膵液による消化にたよっているのであろうと考えられる。

膵臓は解剖学的に Stage III のときが最大であるが，このときには既に摂餌をしなくなっている。この矛盾は実質細胞の退行と，血管系の膨化などからわかるように内容的な充実をともなっていない。変態期を通して膵臓が退行的なのはその期間中に膵液を分泌する必要がないためであろう。なお，変態完了後に膵臓が分葉状になる傾向をもっているが，その原因についてはわからない。

内分泌膵臓，いわゆる Langerhans 氏島は伸長期幼生でもよく発達している。ここには Mallory 氏染色法で赤染するがエオシンでは染まらない小顆粒をもつ細胞とそのような顆粒をもたない細胞とがあるが，これらがいわゆる α-細胞と β-細胞であるという証拠はまだ得ていない。この顆粒をもつ細胞が Stage IVと Stage VI には減少しているが，その後は再び増加している。この一連の変化の意義は不明であるが，変態の際に内分泌代謝に急変があったことを示しているのであろう。

マアナゴの鰾は幼生では機能的でなく，変態期を通して分化発達する。葉形幼生の鰾の粘膜下組織は幼生胃のそれに非常によく似ているし，全般的な組織の配列や形態にも共通点が多い。また，変態期を通して鰾と盲嚢は分化発達の進行がほぼ平行している。このような形態的特徴は鰾が消化管と起源が同じであることを示している。気道は食道と噴門との境界線上に開口し，形態的にも幼若な個体では消化管と供通する点も少なくないからその起源が消化管と同一であると考えられる。しかし鰾と気道とは形態的にも相違点が多く，両者が同一部分から分化したとは考えられない。鰾系器管の起源が消化管のどの部分であるかということについては研究者や研究に用いた材料により相違し一定していない。発生学的な根拠や気道の開口している消化管の位置などから，Berg (1940) は消化管の前端の咽頭部や末端の肛門に近い部分であるとし，McEven (1940) は消化管の中央部であろうと述べている。マア

ナゴの気道は消化管に開口している部分が陥入してできたものと考えられるが，鰾についてはその由来を論ずるにはさらに幼若な葉形幼生について研究しなければならない。

赤腺で分泌されたガスは鰾へ供給されるが，ガス分泌が開始される時期，赤腺の毛細血管数の増加，および循環血液中の赤血球数の増加との間には互に関連がある。赤腺がガス分泌機能をもつ前兆として鰾の上皮細胞に空胞形成が見られる。この空胞は鰾にガスが供給されはじめたときに形態変化をする準備のための特殊構造と考えられる。しかし，この空胞が液胞であるか気胞であるか，あるいは内容の物質がどのようなものであるか全くわかっていない。気道の機能が Jacobs (1937) の考えのように鰾のガスの排出調節を行なうと著者も推定したが，その一つのうらづけとして気道の筋層の発達や上皮に見られる弁様構造の存在があげられる。

赤腺の形態と機能 —(気道が鰾と合一する部分で陥入し，嚢を形成し，その中に多数の分枝した毛細血管が発達して血液の溶存ガスを鰾に分泌放出する) — は腎臓の形態と機能 —(Bowman氏嚢中で毛細血管 (loop) が発達し，血液の濾過排泄をする)—との間に非常に大きな類似が見られる。排泄機構のこの共通性は機能の類似と形態の類似が同じようなあらわれかたをしているという点で生物学的に重要な意味がある。

変態の際の脳髄の形態変化と生態行動の変化とを関連づけた報告はない。半浮遊性の葉形幼生が変態期に入り，体形の変化が進むにつれて底生になり活発に遊泳するようになる。このような生態的変化が見られた個体の脳はほぼ円筒形に近くなり，corpus cerebelli が発達している。このような脳の形態と生態との関連については各種の魚類について Tuge (1934) や内橋 (1935) がしらべているが，彼らも活発に遊泳するものは不活発なものにくらべて corpus cerebelli が発達していることを認めている。葉形幼生の eminentia granularis は非常によく発達し大きい。内橋 (1935) によるとこの部分がよく発達している魚は波動や聴覚に鋭敏であるという。この点についてマアナゴの葉形幼生が半浮遊性であるという以外に内橋 (1953) の主張をうらずける知見がない。変態末期に近づくと嗅葉が発達するが，マアナゴの稚魚と成魚に嗅覚能が発達しているという生態的なうらづけ（夜間に餌入り筌で漁獲される）とよく一致する。嗅葉の発達と夜行性や嗅覚能との関係は Bergquist (1932) や内橋 (1953) によって既に知られている。マアナゴでも変態完了前後には夜行性になっているから内橋らの嗅葉の発達と夜行性とを結びつけた考え方をあてはめることができるが，そのような関係が理論的に満足できるものかどうか疑問である。さらに内橋 (1953) は視丘下葉や延髄が発達している魚類は夜間の索餌行動と正の相関があると述べている。マアナゴでは視丘下葉と漏斗部が区別できるようになるのが変態末期であって，しかもこのときから夜間の索餌行動が始まるからその点では正の相関が認められるが，延髄についてはそのような相関があると考えることができない。マアナゴのこの時期の延髄はたしかに発達しているだろう。しかし，延髄が大きいのは lobus vagi がその一部になっているからであり，夜間の索餌行動と結びつけるのは困難である。著者はむしろ，延髄に合一している lobus vagi が大きくなってその機能が上昇し，臓器の充実に非常に大きな役割をはたしていると推測している。Saccus vasculosus は水圧を感知する中枢であると内橋 (1953) が述べている。マアナゴの葉形幼生ではそれが発達していないが変態の進行にともなって顕著になるから，その間の生態的な変化 —半浮遊性から底生性へ— が内橋 (1953) の主張を満足するかもしれない。

MATSUBARA (1942) は脳膜間脂質の多少によってギス（*Pterothrissus gissu*）の生息している深度が相違すると述べ，内橋（1953）は各種魚類について脳膜間脂質の量の多少と生態との関係を示している。マアナゴではその部分の脂質の多少は深海の1年級＜浅海の2年級＜深海の2年級というような傾向も見られ，同じ年級の材料については MATSUBARA(1942) のいうような関係があると推定される。しかし年級組成の巾が広いときには年級や性的成熟が生息深度以上に大きな影響をおよぼすとも考えられるし，あるいは材料の採集季節（産卵期を基準にして）の相違や雌雄差も考えに入れなければならないだろう。この問題については脂質の定量的な測定をする機会をえた上であらためて考察したい。

変態期の化骨の進行状態を原始脊椎骨について比較するとき，同一個体でも原始脊椎骨の位置によって化骨の程度が相違するから，あらかじめ観察する位置を決定しておかなければならない。最も観察しやすくしかも（原始）脊椎骨のなかで化骨が早く進行するのは尾端部であるから，個体の化骨の程度を比較するのにはこの部分について行なうのがよい。

葉形幼生の体形をもつ個体は原始脊椎骨にカルシウムの沈着が顕著でない。伸長期と変態期とによって多少の差があっても，それは限られた一部分であって，原始脊椎骨全般について見れば著しい差を見ることができない。化骨はシラス幼生になると急激に進行する。個々の原始脊椎骨の前後の長さは最大全長の幼形幼生と変態末期のシラス幼生について同じ位置のものではほとんど変化していない。化骨の進行にともなって変化するのは個々の原始脊椎骨の背腹の高さと椎間部の長さである。したがって全長の収縮は椎間部の長さの総和が短かくなることを示すものであり，それはさらにその個体の原始脊椎骨の化骨の程度をあらわす指標にもなる。

原始脊椎骨の化骨について，個体の成長（変態）の程度（Stage），個々の原始脊椎骨の相対的位置，および化骨の程度の関係を模式立体グラフであらわすと，三者のうちのどの二者間にもS-曲線に近い勾配が見られる (Fig. 70)。ただ，原始脊椎骨の相対的位置と化骨の程度との間には頭部から腹部にむかう勾配と尾端から腹部にむかう二つの S-曲線にわけられるし (Fig. 71)，頭部に接する原始脊椎骨よりも尾端のそれの方が常に化骨が進行している。このような生理的勾配は成魚型メラノフォアーの出現と増加の状態についても見られるが，化骨の生理的勾配にくらべて個体差が大きい。尾端部の化骨が頭部に接する原始脊椎骨の化骨よりも常に進行しているのは尾端が運動器管として重要であるからというより，むしろ榎並（1955）によってウナギ（*Anguilla japonica*）の尾端部から発見されたナトリウム代謝中枢の尾部下垂体という重要な器官の所在（榎並，1956）が関係しているのでないかと思われる。現在の段階ではこの両者を直接むすびつけることができないが，視丘下葉・脳下垂体とともに内分泌生理代謝中枢として神経分泌の高位を占めているからであろう。

一つの原始脊椎骨とその付属突起の化骨についても背側から腹側にかけての生理的勾配があり，成魚型メラノフォアーについても同様な傾向が見られる。前者について神経環が血管環より早く化骨するのは脊髄神経が非常に早くから高度の分化をしていることと，その保護を目的としているからばかりでなく，前記のような尾部下垂体の位置も関係しているだろう。その証拠として，尾端より多少前方においては著しく化骨がおくれていて，その変化の状態は原始脊椎骨の化骨と平行していることがあげられる。

伸長期葉形幼生の頭部において上下両顎骨や副楔状骨が他の骨格に先行して十分な化骨を

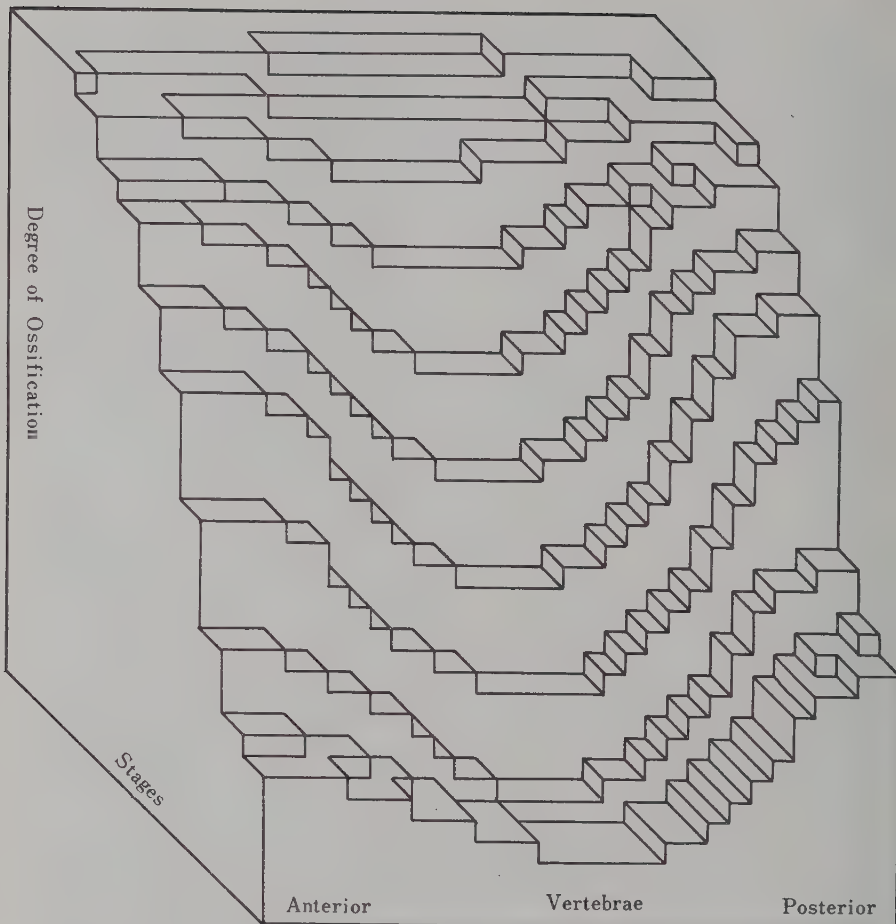


Fig. 70. Sheme on the physiological gradients of vertebral ossification represented by the cubic graphy constructed by stage, position of vertebra and extent of ossification.

している。前者は摂餌に，後者は脳をささえているという点で非常に重要な役目をもっているからである。また，鰓皮骨と角舌骨の接着点の形態変化および鰓皮骨の占める位置により接着点の形態がことなることは非常に興味あることといえる。とくに鰓皮骨の基部の先端が変態の進行にともなって矢じり状に形態を変化することは全く知られていない。

Kyle (1927) は魚類の化骨現象を説明し，化骨が wandering cell によって行なわれ，骨芽細胞は関係しないだろうと述べている。著者は膜性化骨において， wandering cell が化骨すべき基質に接着したときにその形態的な特徴を失って，一つの機能をもつ分化した細胞

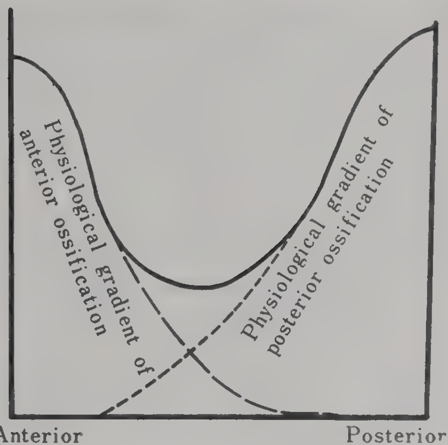


Fig. 71. Analysis of physiological gradient in the vertebral ossification in Stage V.

としての形質をもつようになることを指摘した。したがって，この状態の細胞を wandering cell とよぶのは不適当であり，化骨機能をもつことから骨芽細胞としてとりあつかった。しかし，その形態や細胞の生活史に不明な点があり，狭義の骨芽細胞といえるか否かわからない。また，wandering cell は線維芽細胞に分化する事実から，Kyle (1927) のいうような wandering cell が直接化骨するということは否定してよいだろう。

化骨には軟骨性化骨，膜性化骨，およびこの二者による化骨がある。軟骨性化骨は他の動物に見られるような軟骨細胞の扁平化にはじまり，特異な違いがない。膜性化骨については上述の通りである。両者による化骨の場合はまず周辺部に膜性化骨が始まり，そのつぎに軟骨性の化骨が行なわれる。軟骨性の成長点をもつ尾部棒状骨などでは軟骨の化骨が普通の軟骨性化骨を行なうが，神経環などのように軟骨性の成長点をもたないものでは中心部軟骨に周辺からカルシウムが浸じゅん状に入って化骨が行なわれる。そのときに軟骨細胞も基質も区別なく浸潤されているのが特徴である。このようなことは現在まで報告されていない。

葉形幼生の体に中心膠質部が存在することは Grassi・Calandruccio (1893) や Sella (1912) いらいしばしば記載されている。これに似た性状のものが軀幹筋をつつんでいる。著者はこれを周辺膠質層と呼んだが，この両者の間には境界膜があり，組織像や染色性が多少相違している。ことにトルイジンブルーによる異調色の差は明りょうである。周辺膠質層は中心膠質部よりも線維化が早い。結締織線維の一つの性分として酸性多糖類があげられ，線維性蛋白と結合していることは周知の事実である。異調染色で帯青色に染まるのは線維化が進行している一つのうらづけと考えることができる。著者はこの部分における膠状物質が中心膠質部のそれよりも早期に消失し，筋組織や皮下組織の発達と逆相関的な関係を示すことから，この膠状物質が先述のように皮下結締織線維や筋鞘膜の線維形成に関与するばかりでなく，軀幹筋の充実にも関与する栄養源と考えている。

Bartels (1922) や Rasquin (1955) は中心膠質部は変態期における栄養物質であると述べ，そこには濃縮している部分と，していない部分とがあると記載している。Rasquin (19

55) はそこが栄養物質であるという証拠として組織化学的に研究し，類脂質，中性脂肪，酸性多糖類などを検出している。著者は酸性多糖類についてのみしらべたが，異調色は Rasquin のような β 色ではなく pH. 1.5 でも完全に保存される α 色であることを確かめた。そして著者も Bartels (1922) や Rasquin (1955) と同様にこの部分が変態期の栄養物質と考えている。中心膠質部は切片標本から観察される形態から疎膠質域と密膠質域にわけられ，前者には線維性の構造が多数観察されるが，これは線維として未分化で膠質線維とでも呼ぶ方がよいだろう。たぶん，生時には非常に膨潤しているものと思われ，標本作成のときの脱水処理で微細な線維状になったと推定される。wandering cell の線維芽細胞化にともなって結締織線維形成に上記の酸性多糖類反応が陽性な膠質線維状の物質が関与していることは疑いない事実といえる。密膠質域は上記の線維形成や化骨に重要な役割をもっているほかに脊索，脊髄神経節あるいは血管の保護にも役だっていると考えられる。なお，中心膠質部で形成された線維性結締織はそのほとんどが骨膜になる。形態の変化は生物測定学的にも形態学的にも Stage V から Stage VI にかけての変態現象に個体差が大きい。それはこの期間に生体の分化充実のテンポが非常に早いためであろう。

要　約（第3章）

1) マアナゴ (*Conger myriaster* (Brevoort)) の変態について解剖組織学的研究を行なった。

2) メラノフォアーは幼生型と成魚型にわけられ，前者は幼生の一定の場にほぼ規則正しく配列し，大形の細胞は成魚になってからもその位置に保存される場合が多い。小形の細胞は背鰭や臀鰭の辺縁に移行し黒色縁になるらしい。後者はシラス幼生になってから頭頂部や尾端に発現し，二つの生理的勾配が考えられる。色素細胞の発現状態は個体差が大で変態期細分の基準として重要視しすぎてはいけない。また，色素細胞から類縁関係を考えてみた。

3) 褐色々素細胞はメラノフォアーと異質的なものと考えられ，稚魚期に発現する。

4) 幼歯の構造，数や脱落状態には著しい個体差が見られ，成長期（変態期）細分の標徴として適当でない。

5) 皮膚の粘液細胞，感覚器官，皮膚そのものの分化充実について観察し，伸長期幼生とシラス幼生との間の差異が生態的変化という必然性にもとづくものと推定した。

6) 側線管鱗について観察し，名称の統一を提唱した。

7) 口腔上皮の分化の状態を観察し，味感球，粘液細胞，および口腔上皮の肥厚が食性の転換を示すものと考えた。

8) 鰓孔の粘液上皮に特異な巨大核細胞が観察された。この上皮は最大全長に達してから急激に発達し機能的になる。この上皮の意義について考察した。

9) 甲状腺の発達について観察し，変態期の葉形幼生では濾胞数が増加しているが濾胞上皮に機能的なものが少なく，幼生になると機能の亢進が見られる。甲状腺の機能について考察した。

10) 幼生の赤くない赤血球ともいうべき洋梨形血液細胞について観察し，Heinz 氏小体の存在から機能的に赤血球に近いものと推定された。この細胞が幼生にのみ観察されるのはこれが成魚に見られない心臓球の内皮に由来するからであると考えられる。

11）幼生の循環中心は心臓球であって，これが退行的になるのにともなって心臓が充実発達する。

12）シラス幼生になって出現する赤血球にはしばしば細網構造が超生体染色される。この構造について考察した。

13）臓器の分化と臓器および血液の色調とは相関的で成長（変態）期細分の基準形質として重要である。

14）原腎および中腎について観察し，原腎が後端から消失してゆくことを認めた。伸長期幼生の中腎には糸毬体がなく，最大全長に達してはじめて糸毬体が発現し，変態の進行にともなって loop が増加し，数も増加することを観察した。細尿管は5節からなる。また，糸毬体の有無と生態の関係を論じた。中腎主部は変態の進行にともなって相対的に消化管の後方へ移行する。

15）消化管の形態変化を解剖学的にかつ組織学的にしらべた。伸長期の幼生には機能的な盲嚢がなく，食道の末端がふくらんでいるから幼生胃となづけた。変態の進行にともなう胃形の変化を観察した。

16）食道上皮の分化を観察し，摂餌するようになると血管を保護する特異な細胞が出現し，Stage AP–II ではこのような細胞が観察されなくなる。

17）胃の上皮の分化と幽門の吻構造について考察し，胃腺が噴門に発達し，盲嚢に発達していないのは位置的理由によることと推定した。

18）十二指腸に特徴的な杯状細胞があり，回腸から直腸までは杯状細胞がなく，発達した小皮縁をもつ。小皮縁は葉形幼生に著しく発達する。葉形幼生の腸上皮は腹側が厚くて縦ひだがあり，小皮縁が発達しているが，背側の上皮はうすくてひだもないし小皮縁も小さい。変態の進行にともなって背腹の差がなくなる。

19）伸長期幼生の直腸末端部に摂餌物―植物性プランクトンと思われるものが見い出された。

20）腸管のしわの変化について観察し，変態完了前後から不規則な小じわ→単一網目しわ→複合網目しわになることがわかった。

21）葉形幼生の肝臓の血管は空洞状であり変態の進行にともなって充実する。葉形幼生の実質細胞には脂肪滴がなく，シラス幼生になると摂餌していないのにこれが観察されるようになる。また実質細胞や胆嚢の状態から伸長期幼生の肝臓に消化器系臓器としての機能があるとは思えない。

22）伸長期幼生の膵臓は充実し大きいが，変態期に入ると退行的になり，変態末期から再び発達しはじめる。Langerhans 氏島についてもしらべた。

23）鰾は幼生で機能的ではなく，変態期を通じて盲嚢に平行して分化発達をする。鰾の分化過程の形態は幼生胃や盲嚢のそれに近い。鰾にガスがたまる前兆として上皮細胞に特異的な空胞構造が観察される。

24）気道の1端は食道と噴門との境界線上に，他端は鰾の中央部に広く開口し，その基部で赤腺に向かう陥入部がある。気道はその形態から推して鰾のガスの排出調節構造と考えられる。鰾系器管の起源について考察した。

25）赤腺の形態と機能について考察し，腎臓の Bowman 氏嚢や糸毬体との形態および機

能的な類似が考えられた。

26）変態の際の脳髄の形態変化と生態行動の変化などについて考察し，内橋（1953）の脳髄の形態と行動との関係についての主張が多くの点で満足された。

27）脳膜間脂質について伊勢湾産個体と熊野灘産個体を比較したが，予期した成果がえられなかった。

28）化骨の機構を主として原始脊椎骨についてしらべた。成長期（変態期），原始脊椎骨の相対的位置，化骨の程度を模式立体グラフにあらわして考察した。その生理的勾配は体の前後で高く，中央部で低い。それは二つの S-曲線で表わされる。化骨はシラス幼生になる急激に進行する。尾端部の生理的勾配が高い理由について考察した。

29）変態期における全長の収縮は椎間部の収縮によるから，全長の収縮は化骨の進行の程度を間接に示すことになる。

30）尾端部骨格の化骨についてしらべ，一つの原始脊椎骨とその付属突起についてその生理的勾配が背側から腹側に向かうと考えられた。尾端部骨格の化骨程度は変態期細分の重要な基準である。

31）頭部骨格や胸鰭の鰭担骨格についてもしらべた。伸長期幼生の骨質化している部分の意義について考察した。

32）化骨機構を組織学的にしらべ， wandering cell が骨芽細胞や線維芽細胞に分化し，前者は膜性化骨に，後者は骨膜形成に関与することがわかった。このほかに軟骨性化骨と膜性化骨・軟骨性膜性化骨などについてしらべた。

33）周辺膠質層・筋層・結締組織線維の分化などについて考察した。

34）中心膠質部の疎膠質域と密膠質域について考察した。中心膠質部が周辺膠質層とともに変態期間中の栄養源であると考えられた。とくに酸性多糖類と線維形成との関係を異調染色によりしらべた。中心膠質部の異調色は α である。

結　論

成長に関する問題は非常に巾広くしかも複雑である。種に特有な正常の成長現象は飼育個体を用いて解析できない。それは人為的な飼育が MARTIN (1949) により指摘されているように，水温・栄養・その他の種々の環境要因が相対成長式 $y=\alpha x+b$ の α や b に影響することからもいえることである。また，産卵生態が現在もわかっていない魚類については，絶対成長で成長の機構を究明することができない。自然環境で育った個体を相対成長の研究に用いるときには，それらがすべて同一系群に属していることが必要条件である。とくに，産卵水域さえ推定の域を出ていないマアナゴでは個体群の生態が重要である。著者はマアナゴの成魚になりうる個体群が脊椎骨数（あるいは原始脊椎骨数など）の統計学的考察の結果から，すべて同一の第一次系群からなっていると判定した。すなわち，日本産マアナゴは同一の第一次系群のものであろう。この点のウナギの生活史と似た点が多いこと，ことにウナギの葉形幼生がほとんど入手できる見込がない現在では葉形幼生の変態という重大な問題を究明する上ですぐれた材料といえる。

相対成長は潜在要因としての時間をも意味している，そのうらづけとして年級の査定は非常に重要である。しかし年級形質の選別や年級の判読は多くの困難をともなうし，そのため

には個体群の生態を全般的に知ることが望ましい。このような点から見てマアナゴの雌の生殖腺は参考的年級形質として有意義である。マアナゴは棲息環境の変化が複雑であって，生涯を通じてただ1回の回遊（それは帰巣性* ともいうべき産卵回遊といえるだろう）が行なわれ，しかもその産卵水域がよくわからないから完熟魚の入手や幼若な葉形幼生の入手もほとんど不可能に近い。これらの諸点から見ると成長現象をしらべる上に，マアナゴは必ずしも適切な材料であるとはいえない。

成長という語を生物学的に定義づけると個体が1個の生命体としての体形をそなえてから，体の各部分がもはや細胞数の増加を必要としない成熟した大きさに達するまでの生命現象の総体といえる。マアナゴでは終生一次卵しかもたないから，たぶん性的成熟—産卵—はその直後に死への転機があることを意味するだろう。したがって成長の停止は産卵の完了とその後におとづれる死を表わすと考えられる。

成長という語をこのように定義づけると，生物測定学における絶対成長や相対成長は成長現象の一面を数字やグラフで示しているだけで，時には数字の過信から生物学的なうらづけやその他の変化を無視することも少くない。たとえば，清水（1959）は成長が量の（とくに長さの）増加を意味すると述べ，質の変化—進行性変化（分化・充実）や退行性変化（局所的老化）—をともなうことを無視している。生物測定学によって得られた結果に対して一般生物学的なうらづけ，とくに質的な説明が必要であることはいうまでもない。

Davenport (1934) はオタマジャクシの初期の成長が水分の吸収のみでなされるから必らずしも自己増殖**の過程とはいえないと主張している。彼の主張が正しいとすれば，マアナゴの変態期幼生は変態完了の直前をのぞいて摂餌しないし，変態期を通して見られる著しい脱水現象がオタマジャクシの逆の場合になり，その期間は自己増殖の過程といえないことになる。しかし，著者は葉形幼生の成長とそれがシラス幼生を経て成魚の体形に変態する過程の吸収あるいは脱水現象こそその後の成長を進行させるのである。すなわち，そのような現象は必らず質的変化をともなっていて，この現象自体を自己増殖の一つの過程とみなすべきと思う。そのうらづけとして，摂餌しない変態期間中の器官の全般的充実をあげることができる。個々の器官は互に関連して働きあって，多くの場合平行的に充実が進行している。その例として葉形幼生では見られなかった盲嚢や鰾の分化と形成，消化管の短縮とその上皮の充実，消化腺器官の充実や一時的退行現象，赤血球の出現と心臓球の退行性変化，あるいは原始脊椎骨やその他の化骨現象および筋組織の発達と膠質状の諸組織の退行消失は明らかに脱水現象にともなう成長現象であり，自己増殖の一つの過程である。清水（1959）の成長という語にあたえた説明や，Davenport (1934) の成長と自己増殖の関係に対する主張がいかに不合理であるかがわかる。彼らがこのような不適切な説明をあたえた理由は，数字の過信や表面にあらわれた大きさの変化を吸収現象に結びつけて自己増殖という一語で表現しようとしたからであろう。

すでに述べたようにマアナゴは終生一次卵しかもたない。したがって成長するということは性的成熟を意味するから，性的成熟の程度は成長程度をあらわすと考えられる。成魚の成長を質と量の二面から考えたとき，前者の基準になる形質は生殖腺とそれを支配する内分泌

---

* 帰巣性：Orientation

** 自己増殖：Self-multiplication

系諸器管（神経分泌をも含めて）の生理的・形態的変化，あるいは生活史を通して見られる生息環境などの生態的変化があげられる。後者の基準になるものは生物測定学的な値（とくに長さ）や年令形質にあらわれる年輪数などである。

相対成長の直線式に理論的な根拠をあたえる努力は Huxley や Teissier らの学派によって試みられている。マアナゴの相対成長について見ると，部分的には直線式をあてはめることができても広い全長範囲についてしらべると適用できない場合の方がむしろ多い。したがって直線式は単にあるせまい全長範囲について相対成長の傾向を示すだけで，経験がうんだ便利な方法にすぎないからそれに理論的なうらづけをあたえる必要は全くない。著者のこのような主張はすべての相対成長グラフを通覧することによって十分に理解できる。

全長と体の各部分長の相対成長は上述のように直線よりもむしろ曲線であらわされる場合が多い。成魚で見られる相対成長の線形について，それぞれが互に共通な性質をもっている。幼生の場合も成魚と同じことがいえる。しかも変態期における特殊な線形，Stage AP-I と Stage AP-II の間における PN tachyauxesis, Stage AP-II に見られる鋸歯状（波状）の線形あるいは成魚を通して見られる線形の間に互に関連がある。それらのほとんどは生物学的なうらづけが可能である。なかでも骨質の成長と深い関係が見られる場合には次のような興味深い事実に接する。生殖腺が完熟に近づいた高年級の個体ではあたかも耳石に見られるような Lee 現象に類似の傾向がある。

著者は相対成長や個体群生態学に関する研究の方法として，材料の任意抽出法に一つの提案をする。まず第1に，月ごとに多数個体を採集し，同一年級の個体について月別全長組成をしらべる。その平均全長と危険率5％あるいは1％のときの信頼限界の範囲内にある個体をとり出す。第2に，その範囲内の個体から任意に一定数の材料を抽出する。その材料について成長現象などを多角的に研究する。もし，相対成長にこの方法を適用したとすれば，基準長（この場合は全長）はそのまま時系列的な意味をもち，潜在要因としての時間より大きな価値をあらわすだろう。著者は本研究にこのように正確に規定した材料の任意抽出を行なわなかったが，このような方法を用いればさらにすぐれた結果が得られたであろう。

要　　約

本研究の目的はマアナゴ（*Conger myriaster* (Brevoort)）の成長の機構を多角的に究明することである。著者はこの研究を生態・相対成長・形態に三大別して行なった。使用した材料は1954年から1959年にかけて伊勢湾と熊野灘からえた約4,000個体である。

I. 生態：自然環境群の個体を用いて成長現象を研究するためにはその材料が同一系群内にあることが望ましい。系群決定のためには脊椎骨などの各種体節構造について，それぞれの数の平均値を求めたり，月別の全長組成をしらべた。その他に生息環境・成長期の区分・年級査定・生殖腺の状態および飼育実験を行なった。これらの研究を総括して生態学的研究とした。

マアナゴの生息環境は内湾浅海の低鹹度域と外洋亜深海の高鹹度域に大別される。前者は主に変態期に近づいた葉形幼生から2年級のものまでで，後者は1年級から高年級のものである。

マアナゴの脊椎骨数は統計学的に t-分布が推定され，正常個体の脊椎骨数の変界の巾を139〜149とし，138以下を異常個体とした。全長のほぼ等しい正常個体と異常個体について，体形と尾端部骨格の形態を比較した結果，後者は外傷により尾端部を欠失し，その後に再生していることがわかった。さらに，再生の際に体形の補償が行なわれていることも認められた。

脊椎骨数の水揚地別・月別の平均値は $\alpha=0.01$ のもとに全く系群差がなく，正常な1990個体についてそれらの脊椎骨の平均値は 144.74 ± 0.09 である。この値は Takagi ら('58)の東京湾産個体のそれと一致する。脊椎骨を腹椎と尾椎にわけると，前者はその数の変異の巾が狭く，異常個体でもその数に変動がない。幼生における体節数と成魚の脊椎骨数との間には概して単純といえる関係がある。また，背鰭と臀鰭の前端の位置に基準をおいた筋節数は全長の変化にともなって特定の変化を示す関係があった。さらに，伊勢湾内のマアナゴ型葉形幼生の系群について，体形，体節構造の上からその帰属を考察した。

伊勢湾産マアナゴの月別全長組成と採集結果から，幼生は春季に変態し，多くは翌年の秋に外洋へむけて移動することがわかった。また，生殖腺の成熟は外洋で行なわれ，完熟近くなってから南下することが熊野灘産個体の年級組成と生殖腺の状態から推測された。なお，伊勢湾産個体の全長の伸びは春秋に著しく夏冬は著しくない。

耳石などの年令形質は一般に判読しにくい。透明帯は夏と冬に形成され，年級の基準になるのは夏輪である。そして第1夏輪形成以前は0年級の時代としてあつかった。年令形質には産卵記号がなく，著しい Lee 現象が見られた。

生殖腺重量の対数値と年級の間には直線的な関係があり，これは参考的な年令形質と考えることができる。卵径は卵巣の部位に関係なく一様で，5〜6年級以外の個体には第二次卵様のものが見られない。性別構成は伊勢湾産個体では雄の出現率が著しく低く，熊野灘産のそれでは伊勢湾産の場合にくらべて比較的高い雄の出現率が見られた。

飼育実験の結果から，変態期幼生は変態完了まぎわまで摂餌しないことがわかった。この期間に幼生は半浮遊性から底生性になる。成長期の区分は順位相関，形態学的特徴，年級，生息環境などから幼生を7期，幼生と成魚の中間型（稚魚）を1期，成魚を6期にわけた。

II. 相対成長：成長にともなう体形の変化を知るために，全長を基準にして体の15測定部位の相対成長分析を Huxley の方法で試みた。葉形幼生の最大全長になる前後とシラス幼生の最大全長になる前後とシラス幼生はともに体形の変化が特異的である。そのために前者については Spearmann の順位相関法で各個体に比較成長順位をつけ，後者については主に器官分化の程度にもとづいて成長期の判別を行なった。これらの方法で得た結果を対数グラフ上の点にあてはめると，はっきりした相対成長の傾向がわかる。

変態期の相対成長線は2形に大別することができる。一つは T- あるいは ρ 型曲線で，BW/TL・DH/TL・AH/TL・DA/TL・SD/TL・SA/TL の相対成長曲線がこれに属する。他はジクザグ曲線で DW/TL・AW/TL・HL/TL・SL/TL・ED/TL・PO/TL・PL/TL・CL/TL などがこれに属する。これらの線形は臓器の収縮，背鰭と臀鰭の前端の前方への移動，中心膠質の消失と筋線維の増加，原始脊椎骨や他の原始的な骨組織の石灰質化，脳の形態変化などの変態を通して見られる形態変化現象について，形態学的，生物測定学的に説明された。

変態完了後における総てのグラフ上の相対成長線は DA/TL・SD/TL・SA/TL・CL/TL が

属する直線， HL/TL・SL/TL・ED/TL・PO/TL・PL/TL・OD/TL が属するカモメ型曲線とBW/TL・DH/TL・AH/TL・DW/TL・AW/TL が属する凹曲線に大別できる。これらの相対成長グラフを通覧すると，各相対成長線を多数の直線におきかえた場合に，それらの直線から得られた変曲点や臨界点の計算全長は線形の相違に拘らず，殆んどの相対関係について共通した近似の値をあらわしている。また，Stage AP-IIを通して見られる波状相対成長の形とその有無， PN-tachyauxesis を生ずる全長範囲における点のちらばりの一致，幼生期における相対成長線の線形の所属，稚魚期および生殖腺の成熟期における相対成長係数をあらわす θ の大きさ，線形の上にあらわれた雌雄差，あるいは内湾個体群と外洋個体群をあらわす2曲線によってつくられた谷間の存在などの点で，前記の3線形のそれぞれに属する相対関係の間にしばしば上記の一致が見られた。なお，線形が相違する場合でも上記のような一致は少なくない。これらの一致は耳石の輪形成，生殖腺の状態，生息環境の変化などの生態学的，形態学的うらづけで説明できる場合が多い。

相対成長グラフにおける勾配は α の大きさで分類されているが，正確には角度をもって示すべきであろう。また，相対成長式における b の生物学的意義は α とともに大きい。さらに著者は有意性の検定法についても考察した。

III. **形態**：魚類および他の脊椎動物における成長にともなう形態変化について，現在までの研究を通覧すると，それが研究の進んでいない興味深い分野であることがわかる。形態学的変化は極めて変異にとみ，ある部分の伸長，分化，発達などという簡単な言葉で成長現象を正確にあらわすことは不可能である。それは各器官系についてばかりでなく，一つの器官系の個々の部分について別々に考察する必要がある。

この項目では，マアナゴの変態の際に起こるいろいろな器管と組織の形態変化とその機構について解剖学的，組織学的にしらべた。

幼歯の脱落や成魚型色素細胞の出現は個体差が大きい。したがってそれらは成長期の区分の基準として重要視しすぎてはならない。原始脊椎骨の生理的勾配は体の前方と後方において高く，中央部が低く，2勾配からなっていると考えられた。また，一つの原始脊椎骨とその付属突起についても背側から腹側へ一つの勾配が見られた。

マアナゴの変態期を通して見られる脳の形態変化と遊泳行動の変化との関係は内橋 ('53)が各種魚類についての脳の形態と行動との関係にあたえた主張をうらづけている。

幼生の消化器官として特に発達しているのは膵臓である。幼生には機能的な盲嚢や胆嚢がない。食道の末部はふくらんでその先端は十二指腸に開口している。肝臓は大きく疎で形態的には消化器官としこの機能をもっているとは思えない。変態の進行にともなって各器官は著しい形態変化を遂げるが，特に盲嚢・鰾・赤腺は形態的にも機能的にも互に平行して分化，発達する。腎臓は変態が進行すると原腎が後端から消失し，中腎は糸毬体を形成，充実しながら発達する。

赤血球とそれに相当する幼生の血液細胞について考察した。幼生の血液細胞は変態の進行により退化する心臓球の内皮層に由来するらしい。

中心膠質の役割は形態学的，組織化学的にしらべられた。その結果，膠質は化骨，骨膜形成，筋膜形成などに関係し，さらに変態期間中を通しこの栄養源と推定された。

結論：以上のことから，結論として，マアナゴの成長の機構は複雑であるが，個々の現象の間には互に相関性や類似性があって充分な説明をあたえることができる。著者の研究で示されたように成長の生物学的変化にはかなりの個体差がある。だから研究者はその一般化には極めて慎重でなければならない。しかし多くの場合に，この変化の本質といえるものが種内ばかりでなく，各種魚類にも共通している。さらに，著者は数式の過信と狭い研究の視野による危険を警告した。

成長の定義は複雑であって一定していない。著者は「成長」という言葉を「生物としての体形をそなえてから生体の各部が成熟期の大きさに達して，大きくなるための細胞の増殖を必要としなくなった時期までの間に起こる生物学的変化の総体である」と定義づけた。それは生物の活動力，特にその生殖力が頂点に達するまでに起こる変化を指して用いる。

付表

Ad. Table 1. Allometric formulae and calculation-data following Huxley's method.

F. No.	Formula of Relative Growth	N	Range of Sample Number	Range of Total Length (mm.)	$\sum xi\alpha$	$\sum yi\alpha$	$\sum yi\alpha^2$	$\sum xi\alpha . yi\alpha$	θ
				log BW/log TL					
BW 1	$y= 5.1675x-11.7110$	19	II (7～37)	116～125	39. 5280	82. 2362	5. 2280	10. 88390	80°09′
2	$-y=-5.2667x+10.4708$	10	IV (3～23) 47 ((16))	120～107	20. 6080	42. 4714	3. 8282	7. 90179	259°15′
3	$-y=-5.3505x+10.6356$ ($x= 0.1869y+1.9878$)	61	47～109	107～ 76	−3. 2411	($\sum xi\alpha^2$) 0. 8484	($\sum yi\alpha$) 124. 6280	−6. 28419	259°25′
4	$y= 3.7965x- 7.4853$	33	110～142	72～105	64. 3162	125. 4143	−2. 8361	−5. 28603	75°15′
5	$y= 0.6333x- 1.0521$	5	141～145	104～125	10. 2413	20. 9807	1. 2254	2. 51241	32°21′
6	$y= 3.1945x- 6.3963$	48	145～193 ((185))	125～334	109. 3768	249. 7826	42. 3843	98. 32940	72°37′
7	$y= 3.3616x- 6.8008$	60	194～253	327～782	160. 4330	429. 7639	131. 0255	352. 98406	73°26′
8	$y= 4.3030x- 9.5044$	5	251～255	720～935	14. 5406	42. 2965	15. 0559	43. 83041	76°55′
9	$y= 4.2696x- 8.6703$	8	145～152	125～143	17. 0173	36. 2009	3. 2962	7. 02137	76°49′
10	$y= 1.9700x- 3.7373$	7	152～158	143～162	15. 2361	33. 1647	3. 8540	8. 39250	63°06′
11	$y= 3.6833x- 7.4977$	13	158～170	162～195	29. 3175	66. 1238	10. 5160	23. 74212	74°49′
12	$y= 2.1049x- 3.8795$	14	170～183	195～231	32. 4750	75. 3365	14. 0417	32. 58457	64°35′
13	$y= 5.1444x-11.0708$	6	183～189 ((185))	231～268	14. 4061	34. 5704	7. 6640	18. 40953	79°00′
14	$y= 2.6290x- 4.9822$	5	189～193	268～334	12. 3716	30. 6405	7. 6257	18. 89343	69°11′
15	$y= 4.0738x- 8.8548$	5	251～255	720～935	14. 5406	42. 2965	14. 9612	43. 55255	76°13′
16	$y= 3.3195x- 6.6988$	7	194～200	327～465	18. 0818	46. 7243	13. 1308	33. 97446	73°14′
17	$y= 3.3609x- 6.7086$	53	201～253	282～782	142. 3513	383. 0396	117. 8947	219. 00960	73°26′
				log DH/log TL					
DH 1	$y= 0.9154x- 0.8587$	19	II (7～37)	116～125	39. 5280	82. 2362	16. 5736	34. 48238	42°28′
2	$-y=-3.4458x+ 6.1441$	13	IV	124～110	26. 9132	55. 7193	12. 8621	26. 63598	253°49′
3	$-y=-0.4777x+ 0.2639$	53	49～109	104～ 76	104. 5435	206. 2467	35. 9539	70. 93537	205°32′

F. No.	Formula of Relative Growth	N	Range of Sample Number	Range of Total Length (mm.)	$\sum xi\alpha$	$\sum yi\alpha$	$\sum yi\alpha^2$	$\sum xi\alpha . yi\alpha$	θ
DH 4	$y = 1.4547x - 2.1075$	33	110～142	72～105	64. 3162	125. 4143	24. 0134	46. 89405	55°30′
5	$y = -1.7872x + 4.8805$	5	141～145	104～125	10. 2413	20. 9807	4. 0988	8. 38844	299°14′
6	$y = 1.0599x - 1.4593$	49	145～193	125～334	111. 7570	255. 4480	46. 9451	107. 66137	46°40′
7	$y = 1.2506x - 1.9420$	53	201～253	282～782	142. 3513	383. 0396	75. 1006	202. 58864	51°21′
8	$y = 1.5411x - 2.7351$	5	251～255	720～935	14. 5406	42. 2965	8. 7328	25. 41252	57°01′
9	$y = 1.4840x - 2.6058$	7	194～200	327～465	18. 0818	46. 7243	8. 5924	22. 22023	56°02′
10	$y = 1.9522x - 3.3582$	8	145～152	125～143	17. 0173	36. 2009	6. 3563	13. 52537	62°53′
11	$y = 0.2550x + 0.2993$	7	152～158	143～162	15. 2361	33. 1647	5. 9803	13. 01715	14°18′
12	$y = 1.2931x - 1.9806$	13	158～170	162～195	29. 3175	66. 1238	12. 1626	27. 43831	52°17′
13	$y = 0.7000x - 0.6354$	14	170～183	195～231	32. 4750	75. 3365	13. 8361	32. 09908	35°06′
14	$y = 1.5677x - 2.6625$	7	183～189	231～268	16. 7818	40. 2358	7. 6711	18. 39556	57°28′
15	$y = 0.3725x + 0.2420$	5	189～193	268～334	12. 3761	30. 6405	5. 8200	14. 40835	20°26′
16	$y = 1.3777x - 2.2593$	17	201～217	282～424	43. 3951	110. 8350	21. 3795	54. 66027	54°26′
17	$y = 0.6275x - 0.2926$	10	217～226	424～490	26. 5288	70. 3817	13. 7205	36. 40135	32°07′
18	$y = 1.5532x - 2.7855$	30	226～255	490～935	83. 6704	233. 5193	46. 3920	129. 63860	57°14′
19	$y = 0.8172x - 0.9138$	4	194～197	327～381	10. 1904	25. 9640	4. 6725	11. 90603	39°15′
20	$y = 2.3864x - 4.9464$	4	196～199	366～425	10. 3683	26. 8776	4. 9577	12. 85598	67°16′
21	$y = 1.1286x - 1.6621$	3	198～200	394～465	7. 8913	20. 7603	3. 9199	10. 31420	48°28′
				log AH/log TL					
AH 1	$y = 3.4900x - 6.3828$	23	II 38 41 45 46	116～133	47. 9731	100. 0667	20. 6221	43. 03076	74°01′
2	$-y = -2.7919x + 4.7729$	18	IV 47 48 52 55 57	124～101	36. 9810	75. 9924	17. 3366	35. 66065	250°18′
3	$-y = -1.2239x + 1.7048$	61	47～107	107～ 86	120. 8333	239. 3868	43. 8952	86. 98874	230°45′
4	$y = 1.2340x - 1.7279$	33	110～142	72～105	64. 3162	125. 4143	22. 3472	43. 63263	50°59′
5	$y = -2.0103x + 4.8835$	5	141～145	104～125	10. 2413	20. 9807	3. 8292	7. 83536	296°27′
6	$y = 1.0753x - 1.5337$	49	145～193	125～334	111. 7570	255. 4480	45. 0223	103. 28456	47°05′
7	$y = 1.2318x - 1.9292$	50	201～250	282～711	133. 7362	358. 2992	68. 2741	183. 34233	50°56′
8	$y = 2.1542x - 4.5433$	5	251～255	720～935	14. 5406	42. 2965	8. 6064	25. 05149	65°06′
9	$y = 1.4556x - 2.5182$	7	194～200	327～465	18. 0818	46. 7243	8. 6924	22. 47806	55°31′

F. No.	Formula of Relative Growth	N	Range of Sample Number	Range of Total Length (mm.)	$\sum x i\alpha$	$\sum y i\alpha$	$\sum y i\alpha^2$	$\sum x i\alpha . y i\alpha$	θ
AH 10	$y = 0.1324x + 0.3507$	8	110～117	72～83	15.1046	28.5223	4.8052	9.07307	7°33′
11	$y = 1.4956x - 2.2443$	27	116～142	83～105	53.0498	104.2578	18.7462	36.87036	56°14′
12	$y = 2.5957x - 4.7623$	8	145～152	125～143	17.0173	36.2009	6.0742	12.92679	68°56′
13	$y = 0.3600x + 0.0201$	7	152～158	143～162	15.2361	33.1647	5.6258	12.24597	19°48′
14	$y = 1.3292x - 2.1054$	13	158～170	162～195	29.3175	66.1238	11.5984	26.16619	53°03′
15	$y = 0.8311x - 0.9635$	14	170～183	195～231	32.4750	75.3365	13.4997	31.31955	39°44′
16	$y = 1.3548x - 2.1954$	7	183～189	231～268	16.7818	40.2358	7.3682	17.66872	53°34′
17	$y = 0.6217x - 0.4149$	5	189～193	268～334	12.3761	30.6405	5.6193	13.91329	31°52′
18	$y = 1.6205x - 2.9080$	11	201～211	282～377	27.6882	69.7171	12.8814	32.46100	58°19′
19	$y = 1.1295x - 1.6537$	35	212～246	403～672	94.6704	256.2196	49.0516	132.84597	48°29′
20	$y = 0.9414x - 1.2161$	4	194～197	327～381	10.1904	25.9640	4.7288	12.04982	43°16′
21	$y = 2.6318x - 5.5650$	4	196～199	366～425	10.3683	26.8776	5.0277	13.03797	69°12′
22	$y = 0.8036x - 0.7926$	3	198～200	394～465	7.8913	20.7603	3.9636	10.42824	38°47′
23	$y = 1.0541x - 1.4860$	41	145～185	125～240	92.1513	207.3850	36.2096	81.67579	46°31′
24	$y = 0.7695x - 0.7842$	8	186～193	252～334	19.6057	48.0640	8.8126	21.60877	37°35′
				log DW/log TL					
DW 1	$y = 1.7006x - 2.7643$	33	110～142	72～105	64.3162	125.4143	18.1562	35.49415	59°33′
2	$y = -0.6410x + 2.0432$	5	141～145	104～125	10.2413	20.9807	3.6509	7.47549	327°20′
3	$y = 1.1070x - 1.6204$	49	145～193	125～334	111.7570	255.4480	44.3144	101.68765	47°54′
4	$y = 1.3407x - 2.2109$	53	201～253	282～782	142.3513	383.0396	73.6732	198.81807	53°17′
5	$y = 2.1271x - 4.4652$	5	251～255	720～935	14.5406	42.2965	8.6029	25.04103	64°49′
6	$y = 1.6669x - 3.0767$	7	194～200	327～465	18.0818	46.7243	8.6039	22.25303	59°02′
7	$y = 0.1892x + 0.0921$	8	110～117	72～83	15.1046	28.5223	3.5943	6.78701	10°43′
8	$y = 2.2508x - 3.8518$	27	116～142	83～105	53.0498	104.2578	15.4070	30.32851	66°03′
9	$y = 1.3957x - 2.2191$	8	145～152	125～143	17.0173	36.2009	5.9986	12.76321	54°23′
10	$y = -0.0350x + 0.8511$	7	152～158	143～162	15.2361	33.1647	5.4361	11.83207	358°00′
11	$y = 1.7278x - 3.0254$	13	158～170	162～195	29.3175	66.1238	11.3248	25.55204	59°56′
12	$y = 0.9443x - 1.2435$	14	170～183	195～231	32.4750	75.3365	13.2562	30.75541	43°22′

F. No.	Formula of Relative Growth	N	Range of Sample Number	Range of Total Length (mm.)	$\sum xi\alpha$	$\sum yi\alpha$	$\sum yi\alpha^2$	$\sum xi\alpha . yi\alpha$	θ
DW 13	$y = 1.8903x - 3.4964$	7	183～189	231～268	16. 7818	40. 2358	7. 2481	17. 38245	62°07′
14	$y = 0.7812x - 0.8129$	5	189～193	268～334	12. 3761	30. 6405	5. 6035	13. 87529	38°00′
15	$y = 1.4768x - 2.5498$	17	201～217	282～424	43. 3951	110. 8350	20. 7400	53. 03417	55°54′
16	$y = 1.4376x - 2.4811$	37	217～253	424～782	101. 5835	279. 1077	54. 2342	149. 20219	55°11′
				log AW/log TL					
AW 1	$y = 0.7697x - 1.0233$	22	110～131	72～ 93	42. 3498	81. 5458	10. 0843	19. 42974	37°35′
2	$y = 2.7294x - 4.8879$	12	131～142	93～105	23. 9349	47. 7434	6. 6745	13. 32207	69°53′
3	$y = -0.5949x + 1.8529$	5	141～145	104～125	10. 2413	20. 9807	3. 1720	6. 49476	329°15′
4	$y = 1.1924x - 1.8557$	49	145～193	125～334	111. 7570	255. 4480	42. 3290	97. 20706	50°01′
5	$y = 1.2300x - 1.9742$	25	201～225	282～470	64. 6064	167. 0764	30. 1130	77. 96349	50°53′
6	$y = 1.4993x - 2.6971$	30	226～255	490～935	83. 6704	233. 5193	44. 5323	124. 44316	56°18′
7	$y = 1.4716x - 2.5998$	7	194～200	327～465	18. 0818	46. 7243	8. 4106	21. 75041	55°48′
8	$y = 1.3299x - 2.1551$	14	145～158	125～162	30. 0980	64. 7201	9. 8572	21. 20979	53°04′
9	$y = 1.0896x - 1.6191$	26	158～183	162～231	59. 5025	136. 2161	22. 7406	52. 08807	47°27′
10	$y = 0.9673x - 1.3060$	10	184～193	240～334	24. 3662	59. 3938	10. 5091	25. 62854	44°03′
11	$y = 2.1130x - 3.8172$	8	145～152	125～143	17. 0173	36. 2009	5. 4211	11. 53642	64°40′
12	$y = 0.8300x - 1.0638$	7	152～158	143～162	15. 2361	33. 1647	5. 1995	11. 31882	39°42′
13	$y = 1.4167x - 2.3565$	13	158～170	162～195	29. 3175	66. 1238	10. 8993	24. 59022	54°47′
14	$y = 0.6246x - 0.5393$	14	170～183	195～231	32. 4750	75. 3365	12. 7334	29. 54075	32°00′
				log HL/log TL					
HL 1	$-y = 0.3319x - 1.6224$	63	47～109	107～ 76	124. 6280	246. 5870	60. 8476	120. 35510	161°38′
2	$y = 2.0108x - 2.7665$	8	110～117	72～ 83	15. 1046	28. 5223	8. 2406	15. 56631	63°34′
3	$y = 1.0706x - 0.9663$	30	116～145	83～125	59. 2529	117. 0849	33. 4459	68. 09254	46°57′
4	$y = 0.9143x - 0.6374$	49	145～193	125～334	111. 7570	255. 4480	70. 9480	162. 32489	42°26′
5	$y = 1.0092x - 0.8526$	31	201～231	282～510	80. 8164	210. 8707	55. 1315	143. 91234	45°16′
6	$y = 0.7083x - 0.0095$	24	232～255	521～935	67. 4604	189. 7250	47. 5552	133. 74434	35°19′
7	$y = 0.8426x - 0.4548$	7	194～200	327～465	18. 0818	46. 7243	12. 0520	31. 14593	40°07′
8	$y = 0.6913x - 0.1575$	8	145～152	125～143	17. 0173	36. 2009	10. 5038	22. 34488	34°39′

F. No.		Formula of Relative Growth	N	Range of Sample Number	Range of Total Length (mm.)	$\sum x_{i\alpha}$	$\sum y_{i\alpha}$	$\sum y_{i\alpha}^2$	$\sum x_{i\alpha} \cdot y_{i\alpha}$	θ
HL	9	$y = 0.4700x + 0.3218$	7	152～158	143～162	15.2361	33.1647	9.4137	20.49066	25°10′
	10	$y = 1.0347x - 0.9075$	13	158～170	162～195	29.3175	66.1238	18.5377	41.81353	45°59′
	11	$y = 0.5885x + 0.1143$	14	170～183	195～231	32.4750	75.3365	20.7109	48.04548	30°29′
	12	$y = 0.9484x - 0.7173$	11	183～193	231～334	26.7297	64.9805	17.4606	42.45543	43°29′
					log SL/log TL					
SL	1	$-y = 0.1980x - 0.7295$	63	47～109	107～76	124.6280	246.5870	21.2785	42.08467	168°48′
	2	$y = 3.3865x - 6.0249$	8	110～117	72～83	15.1046	28.5223	2.9532	5.58839	73°33′
	3	$y = 0.9472x - 1.3335$	76	116～193 ((120 126))	83～334	165.0291	360.5935	54.9672	121.48263	43°27′
	4	$y = 0.9222x - 1.2030$	52	201～252	282～732	139.4581	374.6689	66.0497	177.74469	42°41′
	5	$y = 0.9421x - 1.2998$	5	251～255	720～935	14.5406	42.2905	7.1996	20.94738	43°17′
	6	$y = 0.8189x - 0.9915$	7	194～200	327～465	18.0818	46.7243	7.8668	20.33468	39°19′
	7	$y = 2.2217x - 4.0515$	8	145～152	125～143	17.0173	36.2009	5.3959	11.48307	65°46′
	8	$y = 0.8400x - 1.1093$	7	152～158	143～162	15.2361	33.1647	5.0331	10.95665	40°02′
	9	$y = 1.3208x - 2.1719$	13	158～170	162～195	29.3175	66.1238	10.4878	23.66152	52°52′
	10	$y = 0.0721x + 0.6951$	14	170～183	195～231	32.4750	75.3365	12.0718	28.00271	4°08′
	11	$y = 1.1548x - 1.8403$	11	183～193	231～334	26.7297	64.9805	10.6251	25.85115	49°07′
	12	$y = 0.9214x - 1.2113$	11	201～211	282～377	27.6882	69.7171	12.1885	30.70088	42°40′
	13	$y = 0.8295x - 0.9476$	41	212～252	403～732	111.7698	304.9518	53.8612	147.04381	39°41′
	14	$y = 0.9767x - 1.3905$	28	116～145 ((120 126))	83～125	55.3690	109.5425	15.1442	29.99819	44°20′
	15	$y = 0.9670x - 1.3797$	49	145～193	125～334	111.7570	255.4480	40.4665	92.83350	44°02′
	16	$y = 2.8588x - 5.4388$	7	145～151	125～139	14.8619	31.5554	4.7147	10.01477	70°43′
	17	$y = 0.2129x + 0.2611$	8	151～158	139～162	17.3791	37.7572	5.7890	12.57661	12°01′
					log ED/log TL					
ED	1	$-y = 0.2778x - 0.7326$	63	47～109	107～74	124.6280	246.5870	11.5383	22.81279	164°28′
	2	$y = 1.5901x - 2.7919$	33	110～142	72～105	64.3162	125.4143	10.1370	19.85790	57°50′
	3	$y = 0.8229x - 1.2536$	48	145～193 ((168))	125～334	109.4783	250.2553	29.9172	68.69380	39°27′
	4	$y = 0.9643x - 1.6132$	41	201～241	282～604	108.3220	286.5301	38.3143	101.55751	43°58′

F. No.		Formula of Relative Growth	N	Range of Sample Number	Range of Total Length (mm.)	$\sum xi\alpha$	$\sum yi\alpha$	$\sum yi\alpha^2$	$\sum xi\alpha . yi\alpha$	θ
ED	5	$y=0.5184x-0.3791$	14	242～255	620～935	39.9548	114.0656	15.4051	43.98454	27°24′
	6	$y=1.2639x-2.3947$	7	194～200	327～465	18.0818	46.7243	6.0906	15.75408	51°39′
	7	$y=0.7949x-1.2140$	5	142～145	104～125	10.2413	20.9807	2.0712	4.24546	38°29′
	8	$y=1.8043x-3.3326$	8	145～152	125～143	17.0173	36.2009	4.0438	8.60597	61°00′
	9	$y=0.4700x-0.4642$	7	152～158	143～162	15.2361	33.1647	3.9114	8.51444	25°10′
	10	$y=0.7910x-1.1931$	25	158～183 ((168))	162～231	57.2237	131.0234	15.4352	35.36304	38°21′
	11	$y=2.7452x-5.8580$	7	183～189	231～268	16.7818	40.2358	5.0561	12.13000	69°59′
	12	$y=0.4913x-0.4084$	5	189～193	268～334	12.3761	30.6405	4.0383	9.99907	26°10′
	13	$y=0.6935x-0.9671$	38	145～183 ((168))	125～231	85.1121	190.8607	22.2778	50.05527	34°44′
	14	$y=1.1089x-1.9399$	11	183～193	231～334	26.7297	64.9805	8.3021	20.20504	47°57′
	15	$y=0.8450x-1.3051$	52	141～193 ((168))	104～334	117.6226	266.8390	31.5259	71.96965	40°12′
	16	$y=0.9834x-1.6646$	48	194～241	327～604	126.4037	333.2544	44.4049	117.31159	44°31′
					log PO/log TL					
PO	1	$y=2.0680x-3.7926$	23	II 38 41 45 46	116～133	47.9731	100.0667	11.9780	24.99390	64°12′
	2	$-y=3.4417x-7.7850$	13	IV	124～110	26.9132	55.7193	8.5801	17.75569	106°12′
	3	$-y=0.4585x-1.6486$	63	47～109	107～ 76	124.6280	246.5870	46.7224	92.40661	155°22′
	4	$y=1.6378x-2.2624$	8	110～117	72～ 83	15.1046	28.5223	6.6391	12.54118	58°38′
	5	$y=0.9490x-0.9323$	78	116～193	83～334	168.9130	368.1359	87.5845	191.89522	43°30′
	6	$y=1.1154x-1.3460$	37	201～237	282～569	97.2477	255.8699	58.6672	154.49955	48°07′
	7	$y=0.7426x-0.3104$	19	237～255	569～935	53.7842	152.3164	34.0423	96.41483	36°36′
	8	$y=0.7479x-0.4279$	7	194～200	327～465	18.0818	46.7243	10.5277	27.20689	36°48′
	9	$y=1.0848x-1.2003$	30	116～145	83～125	59.2529	117.0849	28.2681	55.89157	47°20′
	10	$y=0.3818x+0.2882$	14	145～158	125～162	30.0980	64.7201	15.5256	33.38305	20°54′
	11	$y=0.9368x-0.9037$	36	158～193	162～334	83.8686	195.6099	46.0369	107.45994	43°08′
	12	$y=0.9249x-0.8766$	49	145～193	125～334	111.7570	255.4480	60.4133	138.30377	42°46′
	13	$y=1.0062x-1.0666$	31	201～231	282～510	80.8164	210.8707	48.2546	125.98385	45°11′
	14	$y=0.7131x-0.2266$	24	232～255	521～935	67.4605	189.7250	42.6696	120.01175	35°30′

F. No.	Formula of Relative Growth	N	Range of Sample Number	Range of Total Length (mm.)	$\sum xi\alpha$	$\sum yi\alpha$	$\sum yi\alpha^2$	$\sum xi\alpha.yi\alpha$	θ
				log DA/log TL					
DA 1	$-y=-2.2250x+3.1779$	26	47～72	107～97	52.0796	104.3210	33.2535	66.61415	246°02′
2	$-y=-0.8155x+0.3791$	38	72～109	97～76	74.5352	146.2154	46.3778	90.98262	219°12′
3	$y=1.0597x-0.8515$	140	116～255	83～935	335.2716	815.4559	236.0839	578.67088	46°23′
4	$y=1.2247x-1.1823$	36	110～145	72～125	70.5193	138.2414	43.8065	85.93772	50°46′
5	$y=1.0090x-0.7310$	49	145～193	125～334	111.7570	255.4480	76.9461	176.05792	45°15′
6	$y=1.0893x-0.9326$	62	194～255	327～935	166.3586	447.3200	123.3900	332.11102	47°27′
7	$y=1.0957x-0.9517$	55	201～255	282～935	148.2768	400.5957	110.1199	297.80829	47°37′
8	$y=1.4527x-1.8568$	7	194～200	327～465	18.0818	46.7243	13.2701	34.30273	55°28′
9	$y=1.2826x-1.3098$	8	145～152	125～143	17.0173	36.2009	11.3481	24.14220	52°03′
10	$y=0.0900x+1.2598$	7	152～158	143～162	15.2361	33.1647	10.1900	22.17959	5°09′
11	$y=1.3250x-1.4427$	13	158～170	162～195	29.3175	66.1238	20.0906	45.31771	52°57′
12	$y=1.0115x-0.7342$	14	170～183	195～231	32.4750	75.3365	22.5695	52.35935	45°20′
13	$y=1.1935x-1.1789$	7	183～189	231～268	16.7818	40.2358	11.7786	28.24172	50°03′
14	$y=0.7304x-0.0336$	5	189～193	268～334	12.3761	30.6405	8.8714	21.96371	36°09′
				log SD/log TL					
SD 1	$y=1.2563x-0.7525$	8	I II (7 8 10 13-15)	109～118	16.4876	33.9817	14.6937	30.28499	51°29′
2	$-y=-7.6500x+14.2211$	13	IV	124～110	26.9132	54.5172	21.0063	43.50657	262°33′
3	$-y=-2.8751x+4.4796$	35	IV (3-6 11) 47-76	117～96	70.2889	141.1757	45.2996	91.02401	250°49′
4	$-y=-0.9828x-0.7304$	33	77～109	95～76	64.6194	126.5505	39.4065	77.17922	224°30′
5	$y=1.2966x-1.3196$	36	110～145	72～125	70.5193	138.2414	43.9302	86.18747	52°22′
6	$y=0.9608x-0.6319$	49	145～193	125～334	111.7570	255.4480	76.4158	174.82155	43°51′
7	$y=0.9924x-0.6806$	55	201～255	282～935	148.2768	400.5957	109.7156	296.63047	44°47′
8	$y=0.7284x-0.0318$	7	194～200	327～465	18.0818	46.7243	12.9476	33.45744	36°04′
9	$y=0.6737x-0.0143$	14	145～158	125～162	30.0980	64.7201	20.0773	43.17256	33°58′
10	$y=1.0333x-0.7967$	13	158～170	162～195	29.3175	66.1238	19.9373	44.96989	45°56′
11	$y=0.8754x-0.4361$	14	170～183	195～231	32.4750	75.3365	22.3235	51.78789	41°12′

F. No.	Formula of Relative Growth	N	Range of Sample Number	Range of Total Length (mm.)	$\sum xi\alpha$	$\sum yi\alpha$	$\sum yi\alpha^2$	$\sum xi\alpha.yi\alpha$	θ
SD 12	$y=1.1708x-1.1265$	6	183～188	231～263	14.3536	34.3400	10.0462	24.03600	49°30′
13	$y=0.8374x-0.3239$	7	187～193	256～334	17.2043	42.2963	12.1398	29.84698	39°57′
14	$y=1.0750x-0.8938$	25	201～255	282～470	64.6064	167.0764	47.1084	121.86584	47°04′
15	$y=0.9437x-0.5451$	30	226～255	490～935	83.6704	233.5193	62.6072	174.76463	43°20′
16	$y=0.9294x-0.5626$	39	145～183	125～231	87.3909	196.0542	59.2785	133.04391	42°54′
17	$y=0.8828x-0.4373$	10	184～193	240～334	24.3661	59.3938	17.1374	41.77764	41°26′
				log SA/log TL					
SA 1	$y=0.8462x+0.2562$	19	II	116～125	39.5280	82.2362	38.3155	79.71347	40°14′
2	$-y=-4.3167x+7.0773$	13	IV	124～110	26.9132	55.7193	24.1679	50.04386	256°57′
3	$-y=-1.8359x+2.1011$	30	47～ 76	107～ 96	60.0086	120.0383	47.1380	94.29667	241°25′
4	$-y=-0.9815x+0.4133$	33	77～109	95～ 76	64.6194	126.5505	49.7856	97.50317	224°28′
5	$y=1.2415x-0.9128$	36	110～145	72～125	70.5193	138.2414	54.6922	107.26313	51°09′
6	$y=0.9823x-0.3740$	49	145～193	125～334	111.7570	255.4480	91.4554	209.13520	44°22′
7	$y=1.0794x-0.6084$	32	194～225	327～470	82.6881	213.8007	69.7849	180.46947	47°11′
8	$y=0.9942x-0.3744$	30	226～255	490～935	83.6704	233.5193	71.9517	200.83472	44°50′
9	$y=1.1119x-0.6968$	7	194～200	327～465	18.0818	46.7243	15.2273	39.35265	48°02′
10	$y=1.0779x-0.6033$	25	201～225	282～470	64.6064	167.0764	54.5576	141.11682	47°09′
11	$y=0.8652x-0.1206$	8	145～152	125～143	17.0173	36.2009	13.7589	29.26941	40°53′
12	$y=0.5700x+0.5161$	7	152～158	143～162	15.2361	33.1647	12.2977	26.76814	29°41′
13	$y=1.6375x-1.8522$	13	158～170	162～195	29.3175	66.1238	23.9293	53.97696	58°35′
14	$y=0.9656x-0.3353$	14	170～183	195～231	32.4750	75.3365	26.6629	61.85430	44°00′
15	$y=1.6145x-1.8890$	7	183～189	231～268	16.7818	40.2358	13.8709	33.25771	58°14′
16	$y=0.8696x-0.0864$	5	189～193	268～334	12.3761	30.6405	10.3048	25.51265	41°01′
				log CL/log TL					
CL 1	$y=5.4571x-10.1210$	25	II 21 38 41 42 45 46	116～133	58.4522	122.0308	36.0606	75.31208	79°37′
1′	$y=11.6782x-23.1005$ $(x=0.0856(3)y+1.9781)$	25	II 21 38 41 42 45 46	116～133	31.6178	$(\sum xi\alpha^2)$ 40.3443	$(\sum yi\alpha)$ 52.1595	65.99731	85°06′

F. No.	Formula of Relative Growth	N	Range of Sample Number	Range of Total Length (mm.)	$\sum x i\alpha$	$\sum y i\alpha$	$\sum y i\alpha^2$	$\sum x i\alpha . y i\alpha$	θ
CL 2	$-y = 3.8833x - 9.6765$	13	IV	124~110	26.9132	55.7193	21.2844	44.05463	104°26′
2′	$-y = 11.0509x - 24.5154$ ($x = -0.0904(9)y + 2.2184$)	13	IV	124~100	21.2834	($\sum x i\alpha^2$) 34.9511	($\sum y i\alpha$) 26.9132	44.05463	95°10′
3	$-y = -0.7840x - 0.2319$	38	72~109	97~76	74.5352	146.2154	67.2494	131.92070	218°06′
4	$y = 0.8615x + 0.0749$	36	110~145	72~125	70.5193	130.2414	63.4486	124.37651	40°45′
5	$y = 0.9761x - 0.1567$	111	145~255	125~935	278.1156	702.7680	253.9596	642.09210	44°19′
6	$y = 1.0105x - 0.2353$	49	145~193	125~334	111.7570	255.4480	101.3999	231.83190	45°18′
7	$y = 0.9634x - 0.1244$	62	194~255	327~935	166.3586	447.3200	152.5597	410.26020	43°56′
8	$y = 0.9671x - 0.1347$	55	201~255	282~935	148.2768	400.5957	135.9873	367.43599	44°03′
9	$y = 0.9355x - 0.0490$	7	194~200	327~465	18.0818	46.7243	16.5724	42.82421	43°06′
				log PL/log TL					
PL 1	$y = 4.8308x - 9.7228$	18	II ((15))	116~125	37.4561	77.9435	5.9239	12.33329	78°18′
2	$-y = 4.6917x - 10.2142$	13	IV	124~110	26.9132	55.7193	6.5188	13.48426	102°02′
3	$-y = 0.1268x - 0.8598$	63	47~109	107~76	124.6280	246.5870	38.3668	75.89234	172°47′
4	$y = 1.0071x - 1.2484$	77	116~193 ((125))	83~334	166.9685	364.3548	72.0286	158.50137	45°12′
5	$y = 0.9789x - 1.1531$	60	194~253	327~782	160.4330	429.7639	87.8631	235.70389	44°23′
6	$y = 9.1897x + 1.1220$	5	251~255	720~935	14.5406	42.2965	8.3686	24.33892	10°45′
7	$y = 1.2385x - 1.6917$	22	110~132 ((125))	72~94	42.3784	81.6578	15.2675	29.44024	51°05′
8	$y = 0.6429x - 0.5187$	11	132~142	94~105	21.9664	43.8685	8.4160	16.80809	32°44′
9	$y = 1.0520x - 1.3506$	109	145~253	125~782	272.1901	685.2119	139.1337	353.23598	46°27′
10	$y = 1.3436x - 1.9420$	5	141~145	104~125	10.2413	20.9807	4.0504	8.30151	53°20′
11	$y = 0.7380x - 0.6804$	14	145~158	125~162	30.0980	64.7201	12.6865	27.28427	36°26′
12	$y = 1.4962x - 2.3638$	15	158~172	162~199	33.9152	76.6932	15.2866	34.57892	56°15′
13	$y = 0.8137x - 0.7960$	13	171~183	199~231	30.1850	70.0923	14.2129	33.00541	39°08′
14	$y = 2.0871x - 3.8118$	7	183~189	231~268	16.7818	40.2358	8.3424	20.00654	64°24′
15	$y = 0.2583x + 0.6066$	8	186~193	252~334	19.6057	48.0630	9.9168	24.30713	14°29′
16	$y = 1.0694x - 1.3928$	49	145~193	125~334	111.7570	255.4480	51.2706	117.53209	46°55′
17	$y = 0.9750x - 1.1419$	53	201~253	282~782	142.3513	383.0396	78.2739	210.91859	44°17′
18	$y = 0.9207x - 1.0084$	7	194~200	327~465	18.0818	46.7243	9.5891	24.78530	42°38′

Ad. Table 2. Allometric formulae and calculation-data on HA/TL, PDM/TL and ADM/TL.

F. No.	Formula of Relative Growth	N	Range of Sample Number	Range of Total Length (mm.)	$\sum x i\alpha$	$\sum Y i\alpha$	$\sum Y i\alpha^2$	$\sum x i\alpha . Y i\alpha$	θ
HA/log TL									
HA 1	$Y = 0.2816x - 0.2279$	39	201～239	282～584	102.7735	271.1412	20.0545	52.93545	15°44′
2	$Y = 0.5790x - 1.0576$	17	239～255	584～935	48.2695	137.1065	9.9692	28.33558	30°04′
3	$Y = 0.5781x - 0.9486$	7	194～200	327～465	18.0818	46.7243	3.8128	9.85867	30°02′
PDM/TL									
PDM 1	$Y = -1.233X + 218.456$	9	303 305 308 309 311-315		1112	137568	595	73304	309°02′
2	$-Y = -1.841X + 178.926$	8	301 302 304 306 307 310 314 315		966	116934	347	42432	241°30′
2′	$-Y = -2.177X + 216.974$	11	301 302 304 306 307 310-315		1343	164313	537	66314	245°20′
ADM/TL									
ADM 1	$Y = -1.320X + 195.650$	9	303 305 308 309 311-315		1112	137568	293	35975	307°08′
2	$-Y = 0.408X - 79.891$	8	301 302 304 306 307 310 314 315		966	116934	245	29446	157°47′
2′	$-Y = 0.39X4 - 78.831$	11	301 302 304 306 307 310-315		1343	164313	338	41131	158°28′

Ad. Tables 3 and 4. Measurement used for the study on the relative growth, or oecology. Ad. Table 3, *Conger myriaster*: Ad. Table 4, *C. japonicus*; unit of length of body parts is represented by mm. and unit of weight by g.; No. 1～No. 46, leptocephalic larvae; No. 47～No. 109, "Shirasu" larvae; No. 110～No. 193, elvers and fish taken from Ise Bay; No. 194～No. 200, males from Kumano-Nada; No. 201～No. 255, females from Kumano-Nada; No. C1～No. C 6, females of *C. japonicus* taken from Ise Bay (no male). Abbreviations other than those shown in Tables 4 and 20 are: written A～G in GD column represent the extent of the maturity of gonad in due order, larger numerals in AG column the age grade, smaller numerals indicate that the materials might be included into a younger or older stage corresponding to those number and cross marks the material with more obscure annual ring of otolith. Material affixed by triangle in TV column shows the abnormal number owing to the lost of caudal end.

Ad. Table 3

NO	TL	BW	DH	AH	DW	AW	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PL
1	109	1.5	10.5	6.5	1.8	1.3	6.7	2.2	1.5	3.0	29	66	95	14	1.7
2	109	1.9	10.8	8.5	2.0	1.7	6.8	2.1	1.5	3.2	31	62	93	16	1.8
3	110	2.4	8.0	10.0	2.5	2.5	8.7	2.3	1.5	4.9	28	31	59	51	3.5
4	113	2.2	7.5	10.8	—	2.3	8.6	2.1	1.3	5.2	27	29	56	57	3.8
5	114	2.4	8.8	9.7	—	—	9.0	2.5	1.5	5.0	28	27	55	59	4.0
6	115	2.7	9.5	10.0	2.3	—	8.5	2.0	1.5	5.0	36	31	67	48	3.6
7	116	1.5	10.7	7.0	2.0	1.5	6.7	2.2	1.5	3.0	32	73	105	11	1.7
8	116	2.0	11.3	8.5	2.7	1.8	7.0	2.3	1.5	3.2	28	67	95	21	2.0
9	116	2.5	9.3	9.5	—	2.0	8.5	2.0	1.5	5.0	38	44	82	34	3.5
10	117	1.3	10.5	6.3	1.8	1.0	6.3	1.8	1.5	3.0	34	69	103	14	1.8
11	117	2.9	9.3	10.5	2.3	—	9.0	2.3	1.5	5.2	31	27	58	59	4.0
12	117	1.7	9.0	8.0	2.8	2.0	8.2	2.2	1.3	4.7	35	54	89	28	3.3
13	118	1.9	11.5	8.0	2.5	1.7	7.0	2.2	1.6	3.2	28	70	98	20	2.0
14	118	1.7	11.5	7.5	2.0	1.3	7.0	2.2	1.5	3.3	32	70	102	16	2.2
15	118	2.0	12.3	7.8	2.2	1.3	6.3	1.7	1.3	3.3	32	73	105	13	—
16	119	—	12.0	10.0	2.3	2.0	8.2	2.4	1.3	4.5	33	51	84	35	3.5
17	119	2.8	12.7	12.7	2.0	2.0	7.6	2.3	1.3	4.0	34	55	89	30	3.0
18	119	2.4	10.7	11.2	2.2	2.2	8.0	2.0	1.5	4.5	32	48	80	39	3.0
19	120	2.9	11.0	10.5	2.3	—	8.5	2.1	1.6	4.8	36	42	78	42	3.4
20	120	2.7	11.2	7.8	—	1.5	6.8	2.1	1.2	3.5	35	69	104	16	2.5

NO	TL	BW	DH	AH	DW	AW	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PL
21	120	1.8	10.5	9.0	2.5	2.0	7.2	1.9	1.7	3.6	29	63	92	28	2.5
22	120	1.5	9.8	6.0	2.0	1.2	6.3	1.8	1.5	3.0	29	75	104	16	2.0
23	120	3.0	10.0	11.8	—	2.2	7.6	1.9	1.5	4.2	21	67	88	32	2.5
24	121	1.4	9.8	6.5	1.8	1.5	6.8	2.0	1.5	3.3	30	75	105	16	2.0
25	121	1.6	11.0	10.0	2.0	2.0	7.5	2.1	1.6	3.8	26	57	83	38	2.5
26	121	1.9	10.7	7.8	2.0	1.5	7.0	2.3	1.7	3.0	33	72	105	16	2.0
27	121	1.9	10.0	10.8	2.2	2.0	7.7	2.1	1.6	4.0	24	59	83	38	2.3
28	121	1.7	10.7	7.0	2.3	1.5	6.9	2.0	1.7	3.2	30	73	103	18	2.0
29	121	1.5	10.5	6.3	2.0	1.3	6.5	2.0	1.5	3.0	30	77	107	14	2.0
30	122	1.9	11.3	8.0	2.0	1.8	7.2	2.0	1.7	3.5	30	71	101	21	2.2
31	122	2.6	11.5	8.5	2.0	1.2	6.8	2.0	1.3	3.5	33	76	109	13	2.3
32	122	1.7	10.3	6.7	1.8	1.5	6.3	1.8	1.5	3.0	33	74	107	15	2.2
33	122	1.9	11.0	7.0	2.0	1.5	6.5	2.0	1.7	2.8	31	74	105	17	2.0
34	123	2.7	11.5	8.0	2.2	2.0	7.0	2.4	1.3	3.3	35	72	107	16	2.5
35	124	2.2	10.8	10.8	2.2	2.2	7.5	2.1	1.7	3.7	31	49	80	44	2.4
36	124	2.7	14.2	10.0	1.8	1.8	7.3	2.1	1.5	3.7	35	71	106	18	2.8
37	125	2.1	11.5	8.0	2.5	1.8	7.0	2.1	1.6	3.3	30	74	104	21	2.5
38	125	1.9	11.5	8.5	2.0	1.8	7.2	2.0	1.7	3.5	29	71	100	25	2.8
39	126	2.6	11.5	11.7	2.5	1.8	8.0	2.2	1.6	4.2	37	59	96	30	3.2
40	126	1.9	11.3	8.5	2.0	2.0	7.0	2.2	1.8	3.0	32	61	93	33	2.2
41	127	2.3	13.5	12.0	1.8	1.8	7.5	1.9	1.3	4.3	33	66	99	28	2.8
42	128	2.2	11.7	9.0	2.0	2.0	7.5	2.0	1.7	3.8	33	65	98	30	2.7
43	130	2.8	12.6	11.6	2.4	2.2	8.0	2.2	1.7	4.1	31	67	98	32	2.9
44	132	2.8	12.6	11.5	2.2	2.1	7.9	2.1	1.8	4.0	29	73	102	30	2.9
45	132	2.6	11.9	9.7	1.9	1.9	7.6	2.0	1.7	3.9	28	78	106	26	2.6
46	133	2.7	12.5	11.3	2.2	2.0	7.8	2.1	1.8	3.9	30	70	100	29	2.8
47	107	1.3	6.0	7.0	2.8	2.8	8.5	2.0	1.5	5.0	22	20	42	65	3.8
48	104	1.2	6.5	6.5	—	2.0	8.3	2.0	1.5	4.8	18	23	41	63	4.0

NO	TL	BW	DH	AH	DW	AW	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PL
49	104	1.2	4.8	5.0	3.2	3.5	9.8	2.3	1.5	6.0	21.5	16.5	38	66	4.3
50	103	1.2	5.8	5.5	3.0	2.8	9.0	2.0	1.5	5.5	22	19	41	62	4.0
51	103	1.0	5.5	6.0	2.5	2.8	8.0	1.7	1.5	4.8	20	19	39	64	3.5
52	102	1.0	5.8	6.2	2.2	2.2	9.0	2.3	1.5	5.2	20	19	39	63	4.0
53	102	0.8	4.7	5.5	3.0	2.0	9.0	2.2	1.5	5.3	19	20	39	63	4.3
54	102	1.2	5.7	6.0	2.5	2.0	9.7	2.5	1.5	5.7	20	18	38	64	4.0
55	102	1.3	6.0	7.0	2.8	2.8	9.7	2.4	1.3	6.0	20	20	40	62	4.0
56	101	0.8	5.2	5.2	2.0	2.0	8.5	2.0	1.5	5.0	18	21	39	62	4.0
57	101	1.0	6.0	6.5	2.0	2.5	8.7	2.0	1.5	5.2	17	21	38	63	3.8
58	101	1.1	4.5	5.0	3.2	3.0	9.3	2.0	1.6	5.7	20	19	39	62	4.0
59	100	1.2	5.0	5.0	2.5	2.5	9.8	2.3	1.5	6.0	19	17	36	64	4.3
60	100	0.9	4.8	5.5	2.5	2.5	8.7	2.1	1.6	5.0	19	18	37	63	3.8
61	100	1.1	5.6	5.5	2.6	3.0	9.2	2.0	1.5	5.7	19	18	37	63	4.3
62	100	1.3	4.8	6.0	3.0	2.8	9.5	2.4	1.6	5.5	19	19	38	62	4.0
63	100	1.1	4.6	5.3	3.5	3.5	8.9	2.1	1.3	5.5	19.5	16	35.5	64.5	4.3
64	99	1.0	4.7	5.0	3.0	3.0	9.3	2.0	1.5	5.8	19	16	35	66	4.7
65	99	1.0	5.0	5.0	2.6	2.5	9.3	2.4	1.6	5.3	18	18	36	63	4.5
66	99	1.0	4.8	5.2	3.0	3.0	9.2	2.4	1.5	5.3	18	17	35	64	4.5
67	99	0.7	5.2	5.5	2.0	2.0	8.0	1.9	1.3	4.8	19	19	38	61	3.5
68	99	0.7	5.2	5.6	2.0	2.0	8.2	2.0	1.5	4.7	18	22	40	59	3.2
69	99	0.9	5.0	5.0	2.5	2.5	9.5	2.5	1.5	5.5	18	17	35	64	4.3
70	98	1.1	5.0	5.0	3.0	3.0	10.2	2.5	1.7	6.0	18.5	16.5	35	63	4.7
71	98	1.2	5.0	5.5	2.7	3.0	9.5	2.2	1.5	5.8	17.5	16.5	34	64	4.0
72	97	1.0	5.3	5.3	2.8	2.8	9.0	2.0	1.5	5.5	16.5	18	34.5	62.5	4.2
73	96	0.6	5.0	5.5	2.0	2.0	7.8	2.0	1.5	4.3	19	19	38	58	3.0
74	96	0.9	4.3	4.8	3.0	3.5	9.5	2.0	1.7	5.8	18	16	34	62	4.0
75	96	1.1	5.8	5.8	2.3	2.3	9.2	2.0	1.7	5.5	16	20	36	60	3.8
76	96	0.8	4.7	5.0	2.5	2.8	9.4	2.1	1.5	5.8	15	18	33	63	4.2

NO	TL	BW	DH	AH	DW	AW	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PL
77	95	0.9	5.2	5.1	2.7	2.4	10.4	2.7	1.5	6.2	17	18	35	60	4.9
78	95	1.1	5.0	5.2	3.0	3.0	9.5	2.3	1.7	5.5	17	17	34	61	4.3
79	95	0.8	5.0	5.7	3.2	2.5	9.0	2.3	1.5	5.2	18	16	34	61	4.0
80	95	0.8	5.0	5.7	2.5	2.2	8.5	2.2	1.5	4.8	17	18	35	60	3.8
81	95	0.7	5.0	6.0	1.6	2.0	8.5	2.0	1.5	5.0	19	18	37	58	3.8
82	95	1.0	4.6	4.8	2.5	3.0	9.7	2.3	1.6	5.8	18	16	34	61	4.5
83	95	0.9	4.5	4.5	2.6	2.5	9.5	2.1	1.6	5.8	18	16	34	61	4.6
84	94	1.0	4.7	4.7	2.3	3.0	9.8	2.4	1.6	5.8	17	15	32	61	4.2
85	94	1.1	4.8	5.0	3.0	2.7	9.8	2.3	1.5	6.0	18	16	34	60	4.5
86	93	1.0	4.7	4.7	2.3	3.0	9.8	2.4	1.6	5.8	17	15	32	61	4.2
87	93	0.6	5.0	5.0	2.2	2.3	8.7	2.0	1.5	5.2	17	17	34	59	3.9
88	93	1.0	4.5	4.8	2.8	3.0	9.2	2.2	1.5	5.5	16	16.5	32.5	60.5	4.0
89	93	1.0	4.5	4.5	2.8	3.0	9.3	2.3	1.5	5.5	18.5	14.5	33	60	3.7
90	93	0.8	5.0	5.2	2.8	2.8	9.6	2.2	1.4	6.0	15	16	31	62	4.0
91	92	0.8	4.6	4.8	3.5	3.0	9.8	2.3	1.5	6.0	16	15.5	31.5	60.5	4.0
92	91	0.8	4.8	5.0	2.9	2.7	9.6	2.1	1.5	6.0	18	14	32	59	4.2
93	91	0.9	4.5	5.0	2.7	2.7	9.5	2.2	1.6	5.7	17	15	32	59	4.0
94	91	0.8	4.5	4.5	2.5	2.8	9.0	1.9	1.6	5.5	17	16	33	58	4.0
95	91	0.7	4.2	4.6	2.8	3.0	9.5	2.0	1.5	6.0	16.5	15.5	32	59	4.0
96	90	0.9	5.1	4.9	3.0	2.7	10.0	2.5	1.6	5.9	16	16	32	58	4.7
97	90	0.7	4.5	4.7	3.0	3.0	9.3	2.0	1.5	5.8	16.5	16.5	33	57	4.2
98	90	1.0	4.7	5.0	2.8	3.0	9.3	2.6	1.5	5.2	18	16	34	56	4.3
99	90	0.6	5.2	5.5	2.2	2.2	8.5	2.0	1.5	5.0	16	17	33	57	3.5
100	90	0.7	5.0	5.5	2.0	2.0	8.6	2.1	1.5	5.0	16	16	32	58	4.0
101	90	0.8	4.5	4.5	2.8	3.0	9.7	2.2	1.5	6.0	15	16	31	59	4.0
102	89	0.8	4.8	4.8	3.0	2.7	10.0	2.2	1.6	6.2	16	14	30	59	4.0
103	89	0.8	4.0	5.0	3.0	2.8	9.3	2.3	1.5	5.5	15	15	30	59	4.0
104	89	0.6	5.0	5.2	1.7	1.8	9.0	2.0	1.5	5.5	16	15	31	58	3.7

NO	TL	BW	DH	AH	DW	AW	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PL
105	88	0.8	4.7	5.3	2.5	2.8	9.3	2.3	1.5	5.5	16	15	31	57	4.0
106	87	0.8	4.5	4.8	2.6	2.5	9.0	2.0	1.5	5.5	17	14	31	56	4.0
107	86	0.7	4.8	4.7	2.4	2.9	10.2	2.6	1.6	6.0	15	15	30	56	4.5
108	82	0.5	4.5	4.2	2.6	3.0	9.8	2.3	1.5	6.0	15	14	29	53	4.4
109	76	0.4	4.1	4.1	2.9	2.5	10.1	2.1	1.8	6.2	14	13	27	49	4.1
110	72	0.4	4.0	3.9	2.5	2.5	9.4	1.9	1.5	6.0	13	12	25	47	4.1
111	74	0.4	4.0	4.0	2.7	2.7	9.5	2.0	1.5	6.0	12	13	25	49	4.0
112	75	0.4	4.1	3.9	3.0	2.7	10.2	2.0	1.5	6.7	13	12.5	25.5	49.5	4.3
113	75	0.5	4.3	4.0	2.8	2.5	10.4	2.1	1.5	6.8	12	13.5	25.5	49.5	4.5
114	78	0.5	4.5	4.1	3.0	2.9	10.8	2.5	1.6	6.7	14	13.5	27.5	50.5	4.4
115	79	0.5	4.5	4.0	3.3	2.7	10.8	2.5	1.7	6.6	14	14	28	51	4.6
116	83	0.6	4.7	4.0	2.5	2.5	12.6	3.0	1.9	7.7	15	14	29	54	5.2
117	83	0.6	4.6	4.0	2.8	2.8	12.5	3.0	1.8	7.8	15	15	30	53	4.8
118	85	0.7	4.7	3.9	2.8	2.8	12.5	3.3	2.0	7.9	15	15.5	30.5	54.5	4.9
119	86	0.7	5.0	4.5	2.8	3.0	13.0	3.3	2.0	8.0	16	15.5	31.5	54.5	5.1
120	86	0.6	5.5	5.0	3.2	2.8	12.3	2.7	1.8	7.5	15.5	15	30.5	55.5	4.8
121	86	0.8	5.5	5.0	4.5	3.3	12.5	3.0	2.0	7.3	15	16	31	55	5.0
122	87	0.8	5.7	4.7	3.3	3.0	13.4	3.3	2.0	8.3	15.5	15.5	31	56	5.0
123	87	0.7	5.2	4.4	3.2	2.8	13.2	3.0	2.0	8.3	15	15	30	57	5.0
124	88	0.8	5.2	4.7	3.7	3.0	12.7	3.0	2.0	7.8	17	15.5	32.5	55.5	5.3
125	88	0.9	5.3	4.9	3.3	3.0	12.5	3.0	1.8	7.8	15.5	15	30.5	57.5	4.4
126	89	0.8	4.8	4.2	3.2	3.0	12.8	2.6	2.0	8.2	16	16	32	57	5.2
127	89	0.8	5.0	5.2	3.7	3.3	13.0	3.2	2.0	8.3	17	16	33	56	5.5
128	90	0.8	5.5	4.5	4.0	3.0	13.5	3.5	2.0	8.5	16	17	33	57	5.0
129	91	0.9	5.0	4.5	3.7	3.0	13.5	3.7	2.0	8.7	17	16.5	33.5	57.5	5.3
130	92	1.1	6.3	5.8	4.5	3.0	14.0	3.4	2.2	8.2	18	17.5	35.5	56.5	5.7
131	93	0.8	5.0	4.7	3.3	3.1	13.8	3.5	2.2	8.8	17	17	34	59	5.8
132	94	1.1	6.3	5.2	3.3	3.2	14.2	3.5	2.5	8.9	16	19	35	59	5.8

NO	TL	BW	DH	AH	DW	AW	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PL	TV
133	95	1.3	6.7	5.7	4.8	3.5	14.8	3.8	2.5	9.5	18.5	19	37.5	57.5	5.3	
134	96	1.1	6.2	5.2	4.0	3.0	14.3	3.3	2.0	9.0	17.5	17	34.5	61.5	5.7	
135	97	0.8	5.2	4.5	3.3	3.3	13.8	3.3	2.2	8.3	17	17.5	34.5	62.5	5.7	
136	98	1.1	6.0	4.7	4.2	3.5	14.6	3.8	2.5	9.3	17	19	36	62	6.0	
137	99	1.4	7.0	6.2	4.2	3.8	14.8	3.7	2.5	9.3	16.5	19	35.5	63.5	5.7	
138	100	1.2	6.0	5.8	4.1	3.8	14.8	3.3	2.5	9.2	19	18.5	37.5	62.5	6.0	
139	102	1.4	6.2	5.0	4.7	3.7	15.5	3.8	2.5	10.0	19	19.5	38.5	63.5	5.8	
140	103	1.4	6.5	5.5	4.3	3.8	16.3	4.0	2.7	10.4	20	19	39	64	6.3	
141	104	1.7	7.7	6.6	6.3	4.5	15.5	3.6	2.5	9.0	20	19	39	65	5.8	
142	105	1.7	6.5	6.5	5.0	4.3	15.5	3.7	2.5	10.0	19.5	20	39.5	65.5	6.0	
143	112	1.7	6.7	5.7	4.9	4.8	16.6	4.3	2.6	10.0	21	21	42	70	6.6	
144	114	1.8	7.2	6.0	5.8	4.0	16.3	4.2	2.5	10.0	22	21	43	71	6.7	
145	125	1.9	5.2	4.6	5.0	4.0	19.8	4.4	2.9	12.5	24	25	49	76	7.3	144
146	129	2.5	6.3	6.0	5.9	5.0	20.5	4.6	3.1	12.8	25	27	52	77	7.6	143
147	131	2.4	6.4	5.2	5.4	4.5	20.2	4.6	2.8	12.8	25	26	51	80	7.5	143
148	134	2.6	6.4	5.8	5.8	4.8	20.0	4.0	3.2	12.8	27	25	52	82	8.0	
149	135	2.3	5.8	5.8	5.3	4.6	20.3	5.1	3.4	11.8	26	26	52	83	7.6	143
150	137	2.6	5.8	5.4	5.4	4.4	19.8	4.8	3.4	11.6	28	26	54	83	7.4	146
151	139	3.1	6.8	6.5	5.8	5.2	22.2	5.7	3.3	13.2	27	28	55	84	8.2	143
152	143	3.6	7.4	7.0	6.5	5.8	21.8	4.8	3.6	13.4	28	27	55	88	8.3	148
153	145	3.4	7.2	6.0	6.3	5.4	21.5	5.8	3.6	12.1	29	28	57	88	8.4	
154	147	3.0	6.5	6.5	5.6	5.2	22.3	4.8	3.6	13.9	30	27	57	90	8.3	145
155	149	3.3	7.2	5.5	5.0	5.0	21.4	4.6	3.4	13.4	27	28	57	92	8.5	143
156	151	3.6	7.3	6.0	6.2	5.4	22.3	5.7	3.4	13.2	28	28	56	95	8.7	144
157	155	3.9	7.0	7.0	6.4	6.0	22.4	5.6	4.2	12.6	29	29	58	97	8.5	145
158	162	4.2	7.5	6.7	6.0	6.0	23.2	5.5	3.6	14.1	29	31	60	102	8.7	146
159	169	5.2	8.0	7.0	6.4	6.4	25.2	6.0	4.1	15.1	33	32	65	104	9.2	141
160	172	5.8	8.2	8.2	6.6	6.6	26.2	5.6	3.8	16.8	34	32	66	106	9.5	144

NO	TL	BW	DH	AH	DW	AW	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PL	TV
161	172	5.5	8.6	7.7	7.7	6.4	25.0	6.2	3.8	15.0	33	33	66	106	9.6	145
162	174	5.8	8.0	6.7	7.4	6.4	26.2	6.4	3.6	16.2	33	33	66	108	10.2	143
163	179	5.6	8.3	7.4	6.7	6.7	25.8	6.0	3.6	16.2	34	32	66	113	9.9	145
164	181	7.0	8.9	8.3	8.0	7.2	27.6	6.8	4.1	16.7	35	35	70	111	11.0	143
165	183	6.9	8.4	7.3	7.6	6.7	27.5	6.8	3.6	17.1	40	35	75	108	10.2	147
166	183	7.2	8.6	8.6	7.8	7.0	27.4	6.7	3.8	16.9	37	36	73	110	10.2	143
167	189	7.1	9.3	7.9	8.4	7.4	27.4	6.4	4.2	16.8	38	36	74	115	11.5	145
168	190	7.5	9.2	8.2	7.5	7.5	28.5	7.1	5.6	15.8	36	36	72	118	10.8	146
169	194	9.0	9.8	8.8	8.7	7.8	28.0	6.8	4.2	17.0	37	37	74	120	10.6	142
170	195	8.7	9.6	9.2	8.4	7.8	29.3	7.3	4.0	17.5	39	37	76	119	11.8	146
171	199	10.0	9.6	9.2	8.7	8.1	28.8	7.4	4.1	17.3	40	39	79	120	12.0	144
172	199	9.4	9.6	9.0	9.0	8.0	29.3	7.2	4.5	17.6	37	37	74	125	12.3	144
173	200	8.7	9.3	8.6	7.4	7.4	29.8	7.5	4.0	18.3	39	39	78	122	12.0	145
174	201	8.5	9.7	8.8	8.0	7.6	29.6	6.9	4.5	18.2	40	38	78	123	11.8	145
175	204	9.0	9.0	9.0	8.7	8.0	29.6	7.0	4.2	18.4	40	37	77	127	12.2	147
176	205	10.2	9.3	9.3	9.0	8.4	29.3	7.0	4.3	18.0	41	38	79	126	11.9	145
177	209	10.4	9.8	8.4	9.4	8.5	31.0	7.7	4.3	19.0	39	40	79	130	12.1	144
178	211	10.0	9.7	8.7	9.4	8.1	30.0	7.6	4.6	17.8	41	40	81	130	12.6	142
179	214	10.1	9.7	9.0	8.4	7.8	31.7	7.3	4.7	19.7	41	39	80	134	12.4	143
180	216	11.0	10.4	10.4	9.3	8.4	29.5	7.4	4.8	17.3	44	40	84	132	12.4	143
181	220	13	10.1	9.7	9.7	8.8	31.1	7.2	4.6	19.3	44	42	86	134	12.6	141
182	222	11	10.2	9.4	9.4	8.6	31.2	7.2	4.4	19.6	44	42	86	136	13.2	145
183	231	12	10.5	10.5	9.4	8.3	32.2	7.3	4.6	20.3	45	43	88	143	13.8	—
184	240	16	12.3	10.5	10.2	9.8	35.6	8.3	5.0	22.3	44	47	91	149	13.6	—
185	240	—	11.4	10.6	9.4	11.0	34.0	8.3	4.2	21.5	48	46	94	146	13.9	149
186	252	21	14.2	11.7	12.6	10.6	36.6	8.8	5.2	22.6	49	46	95	157	16.5	147
187	256	20	13.3	11.6	11.2	10.0	38.3	8.5	5.8	24.0	47	51	98	158	16.7	145
188	263	22	12.4	11.5	12.0	10.6	38.8	9.0	6.3	23.5	49	51	100	163	18.0	147

NO	TL	BW	DH	AH	DW	AW	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PL	TV
189	268	26	13.6	12.8	11.6	11.0	38.1	9.3	6.2	22.6	56	50	106	162	17.0	—
190	276	27	14.8	13.0	12.8	10.8	38.0	9.3	6.4	22.3	54	51	105	171	16.7	—
191	297	32	14.3	12.2	13.7	11.7	46.0	10.9	6.0	29.1	61	55	116	181	18.3	—
192	324	40	15.0	13.4	13.7	13.7	45.7	11.8	6.2	27.0	64	61	125	199	18.0	144
193	334	47	15.3	15.3	14.4	14.0	46.8	11.2	7.4	28.2	63	62	125	209	17.8	139

NO	TL	BW	DH	AH	DW	AW	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PL	H			G		OT		V	
																HT	HH	HA	GW	GD	OD	AG	TV	CV
194	327	43	14	14	13	12	45	12	6	27	62	64	126	201	21	28	14	0.500		FG	4.0	1×	146	93
195	340	50	14	15	14	14	51	13	6.5	31.5	69	65	134	206	21	30	15	0.500		EF	4.5	1_2×	143	89
196	366	65	15	15	15	14	50	12	6.5	31.5	72	68	140	226	22	31	17	0.548		EF	4.5	1_2×	144	91
197	381	77	16	17	16	16	52	13	7.5	31.5	75	70	145	236	23	33	18	0.546	0.1	D	4.6	2	145	92
198	394	84	18	19	19	18	54	14	8	32	79	73	152	242	24	32	18	0.563	0.1	D	4.7	2	143	88
199	425	115	21	22	22	19	53	12	9	32	105	73	178	247	25	31	18	0.581	0.2	BC	4.8	2_3×	144	91
200	465	130	22	22	22	20	66	18	9	39	98	84	182	283	29	33	19	0.576	0.7	AB	4.9	3	146	92
201	282	26	14	13	11	10	42	11	5.5	25.5	57	56	113	169	16	26	12	0.462		G	4.1	1×	143	89
202	282	30	14	11	13	11	40	11	5.5	23.5	53	54	107	175	18	26	12	0.462			4.2	1	145	91
203	299	31	14	12	13	12	44	12	6	26	58	59	117	182	18	28	12	0.429			4.2	1×	144	89
204	305	35	15	13	13	12	45	12	6	27	59	58	117	188	20	27	13	0.482			4.1	1×	145	90
205	317	39	14	14	14	13	49	12	6.5	30.5	63	62	125	192	21	29	13	0.448		G	4.3	1×	141	87
206	330	52	15	15	15	14	48	13	6.5	28.5	62	67	129	201	21	28	15	0.536		F	4.7	1_2×	142	89
207	347	53	16	15	15	14	53	15	6.5	31.5	65	70	135	212	22	32	16	0.500			5.0	1_2×	148	95
208	362	59	19	15	16	16	53	13	7.5	32.5	69	72	141	221	22	32	17	0.531			5.3	1_2×	144	90
209	365	69	17	19	17	16	54	14	7.5	32.5	65	72	137	228	24	31	15	0.484			4.8	1_2×	145	91
210	372	72	21	20	16	15	53	13	7	33	80	70	150	222	27	31	16	0.516			5.1	2_1×	134▲	81
211	377	75	19	19	20	15	57	16	8	33	76	75	151	226	23	36	16	0.444		F	5.2	1_2×	142	88
212	403	96	23	21	20	17	64	17	8	39	82	83	165	238	27	40	18	0.450		E	5.7	2	144	90

NO	TL	BW	DH	AH	DW	AW	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PL	H			G		OT		V	
																HT	HH	HA	GW	GD	OD	AG	TV	CV
213	410	84	22	18	18	17	61	17	8	36	82	85	167	243	24	39	18	0.462		E	5.5	2	140	85
214	413	102	22	20	20	18	61	17	8	36	81	84	165	248	27	39	22	0.564			5.9	2	146	91
215	417	110	23	20	24	17	62	15	9	38	83	84	167	250	26	40	20	0.500			5.3	2×	144	89
216	422	118	25	23	24	20	66	18	8	40	78	88	166	256	28	43	22	0.512			6.3	2×	143	90
217	424	98	21	20	20	17	61	17	8	36	87	85	172	252	26	40	21	0.525			5.9	2	148	95
218	428	109	23	20	21	17	66	18	9	39	86	83	169	259	28	39	22	0.564			6.0	2×	143	89
219	433	106	23	20	21	18	60	18	8	34	81	90	171	262	23	40	20	0.500			5.5	2	145	90
220	441	125	23	23	21	19	66	17	9	40	85	88	173	268	27	41	22	0.537			6.1	2_3×	145	92
221	442	137	23	25	21	20	64	16	9	39	88	86	174	268	27	40	21	0.525			5.4	2	142	89
222	446	120	26	22	20	20	64	18	8	38	89	91	180	266	30	39	21	0.539			6.0	2×	145	91
223	457	133	26	23	22	19	71	19	9	43	93	95	188	269	24	40	21	0.525		E	6.4	2_3×	145	90
224	470	135	23	23	21	20	72	18	9	45	98	87	185	285	28	42	21	0.500	0.2	D	5.6	3_2×	145	93
225	470	145	23	21	24	21	69	18	10	41	95	99	194	276	30	42	22	0.524	0.2		6.3	3_2×	143	89
226	490	175	25	25	26	24	71	19	9	43	101	100	201	289	26	45	25	0.556	0.2		6.4	3_2×	147	93
227	501	167	25	24	25	20	76	21	10	45	109	97	206	295	33	42	23	0.548	0.3		6.6	3_2×	143	88
228	502	203	28	28	24	23	73	19	10	44	104	101	205	297	31	43	23	0.535	0.4		6.4	3×	145	91
229	506	186	25	24	26	23	73	19	10	44	99	102	201	305	28	46	22	0.478	0.6		5.8	3×	146	91
230	510	180	25	23	25	23	78	21	10	47	107	100	207	303	30	44	24	0.546	0.6		6.3	3×	143	90
231	510	187	26	23	24	22	75	21	10	44	103	107	210	300	34	47	24	0.511	0.5		6.8	3×	144	90
232	521	219	30	27	28	25	87	18	11	58	108	105	213	308	34	49	27	0.551	0.8		7.0	3_1×	133▲	79
233	532	205	27	23	26	23	83	21	10	52	108	106	214	318	33	50	26	0.520	0.5		6.1	3	144	91
234	542	220	29	26	26	25	82	21	10	51	115	104	219	323	36	51	28	0.549	0.6		6.2	3×	146	92
235	558	251	32	28	32	26	86	22	11	53	112	112	221	334	35	52	26	0.500	0.9		6.7	3×	144	90
236	566	291	33	30	31	27	85	22	11	52	114	118	232	334	35	52	29	0.558	0.4		7.3	3	143	88
237	569	275	32	30	29	27	94	22	11	61	118	109	227	342	30	50	27	0.540	0.6		6.8	3	144	91
238	575	339	32	32	31	30	86	22	11	53	133	112	245	330	37	53	31	0.585	0.8		6.7	3_1×	145	90
239	584	315	32	31	31	29	89	22	11	56	120	115	235	349	35	57	32	0.561	0.9		6.7	3_1×	142	88
240	585	307	32	29	30	27	84	21	11	52	122	115	237	348	31	53	30	0.566	0.6	D	6.6	3	144	90

NO	TL	BW	DH	AH	DW	AW	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PL	H			G		OT		V	
																HT	HH	HA	GW	GD	OD	AG	TV	CV
241	604	314	31	29	33	26	93	22	12	59	119	117	246	358	37	58	30	0.517	0.9	D	7.5	3_4×	146	92
242	620	395	35	30	37	33	95	22	12	61	125	124	249	371	42	58	33	0.569	1.8	C	7.8	4_3×	144	89
243	623	471	38	35	38	39	95	26	11	58	116	128	244	379	37	54	30	0.556	1.9		7.7	4_3×	149	94
244	641	427	34	31	34	33	87	24	12	51	143	119	262	379	42	55	31	0.564	2.2		6.5	4×	144	91
245	654	505	39	34	37	31	97	26	11	60	134	136	270	384	39	60	35	0.588	2.9		7.0	4	144	88
246	672	510	40	36	39	34	98	25	12	61	144	131	275	397	40	57	33	0.579	2.7		8.0	4_5×	144	90
247	675	530	39	36	40	36	97	25	12	60	150	134	284	391	41	62	34	0.548	3.2		7.1	4	146	91
248	703	575	41	39	41	39	107	27	12	68	140	145	285	418	48	63	37	0.587	5.4		8.4	5×	142	88
249	707	625	42	40	40	38	103	26	13	64	143	140	283	424	45	64	39	0.609	7.7		7.8	5_4×	144	90
250	711	580	42	39	42	37	103	26	14	63	155	143	298	413	53	64	38	0.594	4.6		8.3	5	145	91
251	720	675	48	45	44	37	108	27	14	67	142	158	300	420	48	65	39	0.600	3.5	C	7.8	5_1×	145	92
252	732	640	49	38	41	35	104	25	13	66	157	141	298	434	45	60	37	0.617	16.8	B	8.3	6	147	93
253	782	825	49	50	46	42	104	23	13	68	154	151	305	477	46	62	38	0.613	34.4	B	7.0	6×	144	89
254	901	1725	67	63	70	51	123	34	14	75	195	170	365	536	49	72	47	0.653	131.2	A	8.1	7_8×	148	93
255	935	1850	70	75	69	65	125	30	14	81	205	175	380	555	48	71	46	0.648	114.5	A	7.6	8	143	89

Ad. Table 4

NO	TL	BW	DH	AH	DW	AW	HL	SL	ED	PO	DA	SD	SA	CL	PL	H			V		GD
																HT	HH	HA	TV	CV	
C 1	562	280	37	33	30	27	72	20	12	40	104	117	221	341	23	58	27	0.466	145	93	D
2	623	500	43	35	35	34	87	21	13	53	111	136	247	376	32	67	33	0.493	130▲	79	C
3	645	540	44	38	39	37	91	23	14	54	124	135	259	386	34	69	33	0.478	118▲	66	
4	668	520	44	35	40	35	93	25	14	54	118	129	247	421	37	71	34	0.479	144	92	
5	680	520	43	39	39	37	91	21	14	56	130	133	263	417	33	69	34	0.493	146	93	C
6	760	810	47	48	46	45	97	26	15	56	141	153	294	466	37	75	38	0.507	110▲	61	B

Ad. Table 5. Measurements of major diameter of otolith in Ise Bay materials.

NO	TL	OD	NO	TL	OD	NO	TL	OD	NO	TL	OD
351	75	1.2	370	111	1.9	389	162	3.2	408	216	3.9
352	77	1.2	371	113	2.0	390	165	3.2	409	220	3.9
353	78	1.3	372	117	2.5	391	166	3.2	410	223	3.8
354	79	1.3	373	117	2.1	392	166	3.4	411	225	3.7
355	81	1.3	374	124	2.4	393	172	3.3	412	226	4.1
356	84	1.4	375	126	2.8	394	175	3.5	413	231	4.0
357	86	1.4	376	128	2.6	395	177	3.7	414	239	3.9
358	86	1.3	377	129	2.7	396	179	3.4	415	240	4.0
359	87	1.6	378	130	2.8	397	184	3.6	416	248	4.0
360	91	1.6	379	133	2.6	398	184	3.8	417	256	4.1
361	92	1.5	380	135	2.8	399	185	3.7	418	262	4.3
362	93	1.6	381	136	3.1	400	190	3.8	419	269	4.2
363	96	1.7	382	139	3.1	401	191	3.5	420	271	4.3
364	98	1.6	383	141	2.8	402	192	3.7	421	276	4.2
365	100	1.9	384	143	3.0	403	200	3.9	422	294	4.1
366	102	2.0	385	148	3.1	404	208	3.8	423	307	4.2
367	105	1.7	386	157	3.4	405	211	4.0	424	324	4.3
368	109	2.0	387	158	3.3	406	213	3.6	425	340	4.3
369	111	2.3	388	160	3.1	407	215	3.8	426	356	4.5

文　献 ×印は間接引用

Ahlstrom, A. H. and O. P. Ball, 1954. Description of eggs and larvae of jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) and distribution and abundance of larvae in 1950 and 1951. Fish. Bull. Fish Wildlife Ser., **56**, 209–245.

雨宮育作・阿部達夫，1934．日本沿岸特に太平洋岸におけるマイワシの地方的変異について．水産学会報，**5**，370–383．

________・田村　修，1941．マイワシ当才魚の脊椎骨数とその変異．水産学会報，**8**，264–281．

有馬宗雄・久保田重孝，1931．硬骨魚に於ける膵臓組織の分布状態に就いて．膵臓組織の肝臓及び脾臓内分布に就いての意義．慶応医学，**11**，1315–1340．

浅野博利，1955．本邦産マアナゴ科魚類の側線鱗の形態．科学，**25**，635．

Bartels, W., 1922. Zur Kenntnis der mikroskopischen Anatomie von *Leptocephalus brevirostris* im Vergleich zum jungen Flussaal. Zeits. f. Naturwissensch., **58**, 319–368.

Berg, Leo S., 1940. Classification of fishes both recent and fossil. Travaux l'Inst. Zool. Acad. Sci. URSS, **5**, 87–517.

Bergquist, H., 1932. Zur Mophologie des Zwischenhirns bei niederen Wirbeltieren. Sonderabdruck aus Acta Zool., Bd. B., Stockholm.

×Brevoort, I. C., 1856. Notes on some figures of Japanese fish. In Narrative Commondore M. C. Perry's Expedition to Japan, II, 255–288. Washington.

×Carus, J. V., 1861. Über die Leptocephaliden. Leipzig,

Catton, W. T., 1951. Blood cell formation in certain teleost fishes. Blood, J. Hematol., **6**, 39–60.

Clark, F. N., 1928. The weight-length relationship of the California sardine (*Sardina caerulea*) at San Pedro. Div. Fish. and Game, Calif., Fish. Bull., **12**, 1–59.

________, and J. C. Marr, 1955. Population dynamics of the pacific sardine. Progress Rep. Calif. Coop. Fish. Invest., **1953** to **1955**, 11–48.

×Cunningham, J. T., 1891. On the reproduction and development of the conger. J. Mar. Biol. Assoc., **1891**. **1892**, 16–42.

×________, 1893. The larva of the eel. J. Mar. Biol. Assoc., **1893–1895**, 37–48.

×________, 1895. On a specimen of *Leptocephalus morrisii*. J. Mar. Biol. Assoc., **1395–1897**, 73–74.

×________, 1897. The discovery of the larva of the common eel. Nature, **55**, 467–468.

Davenport, C. B., 1934. Critique of curves of growth and relative growth. Cold Spring Harver Symposia on Quantitative Biology. **2**, 203–208.

Dawson, A. B., 1935. The homopoietic response in the cat fish, *Ameiurus nebulosus*, to chronic lead poisoning. Biol. Bull., **68**, 335–346.

Day, L. R., 1941. Organogenesis and adult abnormalities of the operclar apparatus in *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). M. A. thesis, Univ. of Western Ontario.

×Delage, M. Y., 1886. Sur les relations de parenté du conger et du leptocéphale. C. R. Acad. Sci. Paris, **103**, 698–699.

Desbrosse, P., 1935. Contr. a la connaissance du la Biologie du Rouget Barbet en Atlantique Nord II *Mullus barbatus* (Rond) *surmulitus* (Fage). Rev. Trav. Office des Peches Marit., **8**, 255–267.

×Duncker, G., 1907. Über Regeneration des Schwanzendes bei Syngnathiden. Arch. Entwick. -mechan., **24**.

DuShane, G. P., 1943. The embryology of vertebrate pigment cell. Quart. Rev. Biol., **18**, 109–127.

________, 1948. The development of pigment cells in vertebrates. Spec. Publ. N. Y. Acad. Sci., **4**, 1–14.

Duthie, E. S., 1939. The origin, development and functions of the blood cells in certain marine teleosts. I. Morphology. J. Anat., **73**, 396–411.

×Edwards, T., 1878. Morris's tape-fish (*Leptocephalus morrisii*) at Pennan. Aberdeenshire. Zoologist, **3**, 60–61.

榎並　仁，1956．神経分泌説の基礎的研究．実験形態学誌，**10**, 65–82.

×Ercolani, G. B., 1871. Sull' ermafroditismo perfetto delle anguille. Mem. Accad. Sci. Bologna,

1871, 529–552.

× ________, 1872. Intorno all' opuscolo di Hohnbaum-Hornschuch, "De anguillarm sexu ac generatione," con alcune ulteriori sull' ermafroditismo celle anguille. Ann. Soc. Nat. Modena, **1872**, 59–72.

× ________, 1872. Perfetto ermaphrodisma delle anguille. Bologna, **1872**.

× Facciola, L., 1893. Le metamorfosi del *Conger vulgaris* e del *Conger mistax*. Nat. Sicil., **12**, 194–200; 223–226; 254–259; 287–288; 309–312. Ibid., **13**, 25–35; 56–60.

Farran, G. P., 1938. On the size, number of the ova of Irish herrings. J. Cons. Perm. Explor. Mer., **13**, 91–100.

Ford, E., 1931. Changes in length during the larval life and metamorphosis of the fresh-water eel (*Angnilla vulgaris* Turt). J. Mar. Biol. Assoc., **17**, 3.

________, 1933. The number of vertebrae in the herring and its variation. J. du Conseil, **8**, 211–222.

________, 1937. Vertebral variation in the teleostean fishes. J. Mar. Biol. Assoc., **22**, 1–76.

× Franz, V., 1910. Die japanischen Knochenfische der Sammlungen Haberer und Doflein, on Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens. K. Bayer. Akad. wissenschaft., Abhand. mathphys. Klasse 4, Suppl. **1**, 1–135.

藤田政勝, 1906. ウナギとアナゴの稚魚. 動雑, **18**, 56.

________, 1932. 鰻仔といわれるレプトに就いて. 楽水, **28**, 69–70.

× Fulton, T. W., 1904. Ichthyological notes, 22. Ann. Rept. Fish. Board Scotland, **1904**, 281–287.

Gabriel, M. L., 1944. Factors affecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. J. Exp. Zool., **95**, 105–147.

× Gill, T. N., 1865. On the affinities of several doubtful British fishes. Proc. Acad. Sci. Philad., **1864** (**1865**), 119–**208**.

× Gmelin, J. F., 1788 (1748–1804). Caroli a Linné …… Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characterbus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I–III. Editio decimo tertia, acuta, reformata, Cura J. Fred. Gmelin. 3 vols. in 9 parts, Lipsiae, **1788–1793**.

合田 理, 1958. 昭和32年度小型底曳資源調査資料. 香川県水試.

Goodrich, H. B., 1950. Problems of origin and migration of pigment cells in fish. Zoologica, **35**, 17–19.

Grassi, G. B., 1919. The reproduction and metamorphosis of the common eel (*Anguilla vulgaris*). Quart. Soc., **39**.

× ________, and S. Calandruccio, 1892. Le leptocefalidae e la lero transformazione in murenide. Atti Accad. Lincei, Roma Ser. 5, **2**, 375–379.

× ________, and ________, 1893. Ulteriori ricerche sui leptocefali. Atti della R. Acad. Lincei Ser. 5, **2**, 450–452.

× Günther, A., 1859. Catalogue of the fishes of the British Museum. (8 vols.) **4**. London.

× ________, 1862. Catalogue of the fishes of the British Museum. **4**, 65.

Hamai, I., 1941. A study of the growth of the fish, *Cyprinus carpio* L. Sci. Rept. Tohoku Imp. Univ., Biol., **16**, 17–90.

Hammett, F. S., and D. W. Hammet, 1939. Proportional length growth of gar (*Lepisosteus platyrhincus* de Key). Growth, **3**, 197–209.

× Hermes, O., 1880. Über Aalmännchen und Aalweibchen. Circul. Deutsch. Fischereiver., **1880**, 55–57.

× ________, 1881. Über reife männliche Geschlechtstheile des Seeaals (*Conger vulgaris*) und einige Notizen über den männlichen Flussaal (*Anguilla vulgaris*). Zool. Anz., **1881**, 39–44.

Hile, R., 1937. Morphometry of the cisco, *Leucichthys artedi* (Lesueur), in the lakes of the northeastern highlands, Wisconsin. Int. Rev. d. ges. Hydr. u. Hydr., **36**, 57–130.

Hoar, W. S. 1951. The behavior of chum, pink and coho salmon in relation to their seaward migration. J. Fish. Res. Board Can., **8**, 241–263.

________, and G. M. Bell, 1950. The thyroid gland in relation to the seaward migration of Pacific salmon. Canad. J. Res., **28**, 126–136.

HOFER, B. 1904. Handbuch der Fischkrankheiten. München.

×HUBBS, C. L., 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development. Amer. Nat., **56**, 360–372.

__________, 1940. Speciation of fishes. Amer. Nat., **74**, 198–211.

__________, and S. C. WHITLOCK, 1929, Diverse types of young in a single species of fish, the gizzard shad. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts, Let., **10**, 461–482.

HUGGINS, S. E., and D. H. THOMPSON, 1942. Relative growth in several species of fresh water gar. Growth, **6**, 163–171.

HUXLEY, J. S., 1931. Notes on differential growth. Amer. Nat., **65**, 289–315.

×HUXLEY, J. S., 1932. Problems of relative growth. London.

__________, and G. TEISSIER, 1936. Terminology of relative growth. Nature, **137**, 780–781.

井伊 明・渡辺泰輔，1952. 水槽に飼育した魚類の断水による窒息死経過の観察（第1報）. 兵庫県水試報，**7**.

伊佐良信，1960. マアナゴの生態学的研究−1. 成長について. 日水誌，**26**, 1–8.

板沢靖男，1954. カタクチイワシ *Engraulis japonicus* (T. et S.) の脊椎骨の数と形態異常に関する2・3の観察. 日水誌，**20**, 591–598.

伊藤 隆，1951. 相対成長の推測統計学的考察. 科学教育研究会，1–45.

JACOBS, W., 1937. Untersuchungen zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. IV. Die Erste Gasfullen der Schwimmblase bei Jungen Seepferdchen. Zeit. verg. Physiol., **25**, 379–388.

×JACOBSHAGEN, E., 1911. Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. Jena Zeitschr. Naturw., **47**, 529–568.

JEAN Y., 1945. A comparative study of herring (*Clupea harengus* L.) from the estuary of the Gulf of St. Lawrence. M. A. thesis, Univ. of Toronto.

×JESPERSEN, P., 1942. Indo-pacific leptocephalids of the genus *Anguilla*. Systematic biological studies. Dana Rep., **22**.

×JORDAN, D. S., 1892. Relative to temperature to vertebrae among fishes. Proc. U. S. Nat. Mus. for 1891, **14**, 107–120.

__________, 1915. Temperature and vertebrae in fishes. Science, **49** (1266), 336.

__________, and C. L. HUBBS, 1925. Record of fishes obtained by David Starr Jordan in Japan, 1922. Mem. Carnegie Mus, **10**, 92–346.

×__________, and J. O. SNYDER, 1901. A review of the apodal fishes or eels of Japan, with descriptions of nineteen new species. Proc. U. S. Nat. Mus., **23**, (1239), 37–890.

×KAMP, J. J., 1860. On some new genera and species of fishes collected by Drs. Keferstein and Hecket at Messina. Ann. Mag. Nat. Hist., **3**. ser. 6, 270–273.

KINOSHITA, Y., 1936. On the conversion of sex in *Sparus longipenis* (T. et S.), (Teleostei). J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 1, **4**, 69–79.

小林久雄・酒井斌至，1960. 日本産魚類の側線鱗痕（いわゆる鱗様体）についての研究. 愛知学大研究報告，**9**, 127–135.

久保伊津男・服部 仁・川崎博之，1949. 東京湾及びその近海産イワシの増産に関する研究. II. 資源学的研究. 神奈川県漁業増産対策協議会，1–37.

__________，吉原友吉，1957. 水産資源学. 東京.

久保達郎，1949. 鱗相より見た鮭の生態. （2）網走川・常呂川の鮭の成長. 孵化試報，**4**, 1–16.

KYLE, H. M., 1927. Entstehung und Bildung der Hartsubstanz bei Fischen. Zeitschr. Mikrosk. Anat. Forsch., **9**, 317–384.

×LEE, R. M., 1912. An investigation into the methods of growth determination in fishes. Cons. Perm. Explor. Mer., Pub. Circumstance, **63**, 36.

__________, 1913. Scales of fish as tests of age. Nature, **91**, 273.

MARR, J. C., 1943. Age, length and weight studies of the three species of Columbia River salmon (*Oncorhynchus keta*, *O. Gorbuseha* and *O. Kisutch*), Stanford Ichthyol. Bull., **2**, 157–197.

MARTIN, W. R., 1949. The mechanics of environmental control of body form in fishes. Univ. Toronto Studies, Biol. Ser., **58**, 1–72.

丸川久俊，1916. 鰻に就て，水講報，**11**, 1–124.

松井 魁，1952. 日本産鰻の形態・生態並びに養成に関する研究. 水講研究報**2**, 1–247.

MATSUBARA, K., 1942. On the metamorphosis of clupeoid fish, *Pterothrinus gissu* HILGENDORF. J. Imp. Fish. Inst., **35**, 1–16.

MAURER, F,. 1886. Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphologie Jb., **11**, 129–175.

McEWEN, R. S., 1940. The early development of the swim bladder and certain adjacent parts in *Hemichromis bimaculata*. J. Morph., **67**, 1–57.

×MEEK, A., 1916. The migration of fish. London.

宮本秀明 • 塩田衛二，1954. 桝網にはいる魚は囊の位置，囊の種類をどのように選択するか，3，ヒラメ，カレイ，アナゴ，ウナギ，その他. 日水誌，**19**, 1032–1046.

MOTTLEY, C. McC., 1936. A biometrical study of the Kamloops trout of Kootenay Lake, *Salmo kamloops* JORDAN. J. Biol. Bd. Can., **2**, 359–377.

MURR, E., und A. SKLOWER, 1928. Untersuchungen über der inkretorischen Organe der Fische. I. Das Verhalten der schilddruse in der Metamorphose des Aales. Zeit. vergl. Physiol., **7**, 279–288.

中井甚二郎，1938. 日本近海産マイワシの脊椎骨数と回遊について. 水研誌，**33**, 437–456.

中尾佐助，1953. 生物の変異集団. 民科編，生物の変異性. 1–13.

×NARDO, G. D., 1871. Nota Sulla riproduzione delle anguille e sguli recenti che le dichiarano ermafrodite, accompagnata da due esemplari in alcool dimonstranti in vario grado di sviluppo gli organi riproduttori. Atti R. Istit. Veneto, **4**, ser. 1, 658–662.

NEEDHAM, A. E., 1935. On relative growth in the jaws of certain fishes. Proc. Zool. Soc. London, **4**, 773–784.

西田秀夫，1955. サケ胚の卵黄内に見られる血球細胞. 孵化試報，**10**, 43–52.

小川瑞穂，1959. ゴンズイの腎組織. 動雑，68, 350–357.

小河原正己 • 他，__________気象統計（後編）. 6 章，例 26, 88-90. (別刷に雑誌名などの記入がない)

OKADA, Y., and S. S. KUBOTA, 1956a. Studies on the fish fauna at the southern vicinity of Tsu-City, Mie Prefecture. Rep. Fac. Fish. Mie Pref. Univ., **2**, 205–216.

岡田弥一郎 • 窪田三朗，1956b. チチブ *Tridentiger obscurus* T. et S. の塩分適応能力について–1，致死塩濃度と生存時間の関係，日水誌，**21**, 1204–1209.

岡田弥一郎 • 窪田三朗，1956c. フナ（*Carassius auratus* L.）の口腔に見られる味感球の形態と分布. 動雑，**65**, 347–351.

_____ • __________ • 森浩一郎，1959. 熊野灘沿岸地方の淡水魚. 熊野灘国立公園拡張調書，85–100.

______, and K. SUZUKI, 1956. Ecological studies of the Ma-Anago, *Astroconger myriaster* (BREVOORT), I. Notes on the composition of total length, the relationship between total length-body weight and condition factor in Ise Bay. Rep. Fac. Fish., Mie Pref. Univ. **2**, 217–226.

__________, and __________, 1958. Ecological studies of the Ma-Anago, *Astroconger myriaster* (BREVOORT). II. Notes on the circulii of the otolith of the Ma-Anago in Ise Bay. Rep. Fac. Fish., Mie Pref. Univ., **3**, 17–25.

岡田 要 • 森 英司，1948. 再び魚類の尾の再生について. 動雑，**58**, 29–30.

ORTON, G. L., 1953. Development and migration of pigment cells in some teleost fishes. J. Morph., **93**, 69–89.

大滝英夫，1955. ハモの研究，東海 • 黄海における底魚資源の研究 (2)，西海区水研報，**1954**, 31–43.

PLEHN, M., 1924. Prakticum der Fischkrankheiten. München.

RASQUIN, P., 1955. Observation on the metamorphosis of the bonyfish, *Albula vulpes* (LINNAEUS). J. Morph., **97**, 77–109.

ROBERTSON, J. A., 1936. The occurrence of Lee's phenomenon in the sprat and the size-relation between fish and scale. J. Cons. Perm. Inst. Explor. Mer., **11**, 219–228.

×SCHMIDT, E. J., 1909. Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the eel (*Anguilla vulgaris* TURT.). Medd. Komm. Havunders., Kjφbenhaven, ser. Fiskeri, **3**, 1–17.

__________, 1912. The reproduction and spawning places of the fresh water eel (*A. vulgaris*). Nature, **89**, 633–636.

×__________, 1914. On the classification of the fresh water eels (*Anguilla.*). Medd. Havunders. Kjφbenhaven, ser. Fiskeri, **4**, 19.

×__________, 1921. Racial investigations. VIII. The numerical signification of fused vertebrae.

C. R. Travaux. Carlsberg, **14**, 16.

Schnakenbeck, W., 1931. Carangidae. Report on the Danish oceanographical expeditions 1908 to 1910 to the mediterranean and adjacent seas. 11 (Biol.), **12**, 20.

×Sella, M., 1912. Sullo sviluppo dello scheletro assaile dei Murenoidi. R. C. Talassograf. Ital. Mem., **5**, 3–92.

清水三雄, 1957. 動物の成長. 東京.

　　　　, 1959. 相対成長. 東京.

×Snell, O., 1892. Arch. f. Psychol. u. Nervenkrank., **23**, 436.

Strubberg, A., 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. Some experiments. Meddel. Havunders. Kjφbenhavn 1913, **4**, 11.

Suehiro, Y., 1942. A study on the digestive system and feeding habits of fish. Jap. J. Zool., **10**, 1–303.

末広泰雄, 1944. 魚類の消化系の解剖と生理. 生物学の進歩–II. 289–338.

Sverdrup, H. U., M. W. Johnston, and R. H. Fleming, 1949. The oceans. (Chap. XV) New York.

×Sweetapple, E., 1869. Larger conger (53 Ibs) in the Severn. Zoologist, **2**, ser. 4, 1520.

Takagi, K., and Y. Kobayashi, 1958. Vertebral characters of a congrid fish, *Astroconger myriaster*, taken from the Tokkyo Bay, J. Tokkyo Univ. Fish., **44**, 51–55.

高井　徹, 1959. 日本産重要ウナギ目魚類の形態, 生態および増殖に関する研究. 水講研報, **8**, 1–340.

×Teissier, G., 1934. Dysharmonie et discontinuites dans la croissance. Paris.

Tester, A. L., 1937. Population of herring (*Clupea pallasii*) in the coastal waters of British Columbia. J. Biol. Board Canada. **3**, 108–144.

徳田御稔, 1953. 地理的変異における2つの型. 民科編, 生物の変異性, 14–23.

富山　昭, 1956. マアナゴの全長組成と食餌について. 山口県内海水試業績, **8**, 53–57.

Tuge, H., 1934. Study on the cerebellar function in the teleost. I. Reactions resulting from cerebellar abulation. J. Comp. Neurol. **60**, 201–224.

内田恵太郎, 1932. ハモ, マアナゴ其の他数種の本邦産無足類の変態に就いて. 動雑, **44**, 23–24.

__________, 1947. アマナゴのレプトケフアルス幼期. 日本動物図鑑, 1755. 東京

内橋　潔, 1953. 脳髄の形態より見た日本産硬骨魚類の生態学的研究. 日本海水研報, **2**, 1–166.

Weichert, C. K., 1951. Anatomy of the chordates. New York.

Wilder, D. G., 1944. A complicative study of the Atlantic salmon (*Salmo salar* Linneaus) and the landlocked salmon (*Salmo salar sebage* Girard). M. A. thesis, Univ. Toronto.

山階芳麿, 1944. 細胞学よりみたる高等動物の種及品種の本質について. 遺伝, **20**, 116–126.

×Yarrell, W., 1831. On the anatomy of the conger eel (*Conger vulgaris* Cuv.) and on the differences between the conger and fresh water eels. Proc. Zool. Soc. London, **1831**, 158–159.

吉田鎮夫・浜田善一郎, 1950. ギンアナゴの側線器に存在する鱗様体について. 東大立地自然科研報, **6**, 28–31.

吉原友吉, 1949. 河ますの成長及び死亡. 日水誌, **14**, 153–160.

Yūki, R., 1957. Blood cell constituents in fish. I. Peroxidase staining of the leucocytes in rainbow trout (*Salmo irideus*). Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., **8**, 36–44.

SUMMARY

The present study was intended to clarify the various aspects of the mechanism of growth in conger eel, *Conger myriaster*. (Brevoort) To find a satisfactory solution of the problem it was made according to three major lines: ecology, relative growth and morphology. The material examined comprises ca. 4000 individuals, collected in Ise Bay or off Kumano-Nada in the years extending from 1954 to 1959.

I. Ecology: In disclosing the growth phenomena on the basis of the samples

taken from natural population, it is desirable to take them from a single population. Determination of the subpopulation of the conger eel was carried out on the basis of the mean values of the number of vertebrae as well as those of other metameric structures and the seasonal changes in the composition of total lengths. In addition to these, a close attention was paid on the following items: environment of habitat, subpopulation of growth period, determination of age, development of gonad and culture experiment during the metamorphosing stage.

The habitat of the conger eel is roughly divided into two regions; one is inshore with a lower salinity, and the other the offshore with a higher salinity. The former is chiefly inhabited by leptocephalic larvae just before the metamorphosis or the young adult one or two years old, and the latter is solely by the metamorphosed fishes of the age of one year or over.

The number of vertebrae in the conger eel shows statistcally a t-distribution. It fluctuates usually from 139 to 149 and the individuals with 138 vertebrae or less are regarded as abnormal. The abnormal number of vertebrae is frequently a result of the regeneration of the caudal part at its terminal end which happens to be lost by some external wound. The mean value of the number of vertebrae, not very different according to months or localities, is 144.74 ± 0.09 in 1990 normal individuals, and is in exact accord with that found in the conger eel in Tokyo Bay (Takagi & Kobayashi, 1958). If entire vertebral column is divided into abdominal and caudal parts, the number of constituent vertebrae in the former part is rather narrow in its range of variation, and even in the individual with abnormal vertebrae it does not vary. There exists a rather simple relation between the number of metameres in the leptocephalic larva and the number of vertebrae in the adult. Moreover, the number of myotomes counted from the fore end of the base of dorsal fin to the same end of anal fin shows a certain definite relation to the total length. On the basis of the body form and the metameric structures, a consideration was given to the problem on the subpopulation of the leptocephalic larvae in Ise Bay.

Judging from the monthly change in the composition of total length, the leptocephalic larvae appear to complete their metamorphosis in spring, and after ending their growth in the coastal water most of them are likely to migrate toward the open sea in autumn to winter of the next year. A closer examination of age composition and developmental state of the gonad in the conger eel taken in Kumano-Nada leads one to conclude that the gonad begins to mature in the open sea and its maturation is effected in accordance with the farther southward migration of the eel.

The annual ring of the otolith is more or less difficult to be made out in the conger eel. The transparent zones are regularly formed in summer as well as in winter and the summer zone provides us with a useful criterion for the determination of age grade. In the present study, the material without the first summer ring was treated as 0 age-grade. No spawning mark is observable in any age determinants, but Lee's phenomenon is distinctly recognizable.

A linear relationship can clearly be seen between the age grade and the logalithmic value of the gonad weight. This may be utilizable as an accessory age-determinant. The diameter of the egg is almost uniform throughout the entire ovary irrespective of its region. The secondary egg-like material is usually unobservable in the ovary except in 5- or 6-aged fishes. As regards the sex composition, the males can be found in much smaller number in the samples from Ise Bay, whereas in larger number in those of Kumano-Nada.

According to the rearing experiment, the leptocephalic larva of the metamorphosing stage does not take food until the end of metamorphosis. During this period the larva passes from bathypelagic habitat to benthic one. Considering from the rank correlation, the morphological characters, the age grades and the environment of habitat, entire growth period is divisible into following stages: the larval form composed of 7 stages, the adult form of 6 stages, and the intermediate form between the two which is represented merely by one stage.

II. Relative growth: In order to get the knowledge on the change in the body form during the growth period, Huxley's method of relative-growth analysis was applied to 15 body-parts taking the total length as standard. A peculiar change could be seen in the leptocephalic stage with maximal total length, as well as in Shirasu stage. The ranking of growth in the leptocephala was determined by Spearmann's rank-correlation method and the sequence of growth in the "Shirasu" was chiefly told by the grade of differentiation of visceral organs. The tendency of the relative growth was estimated by plotting the numerical values obtained by these methods on a logalithmic graph.

The relative-growth curves in the metamorphosing stage are divisible into two types. One is ρ-and T-shaped curve which the ratios BW/TL (body weight/total length), DH/TL (body hight in the fore end of the base of dorsal fin/total length), AH/TL (body hight in the fore end of the base of anal fin/total length), DA/TL (distance from the fore end of the base of dorsal fin to the same end of anal fin/total length), SD/TL (distance from the anterior end of snout to the fore end of the base of dorsal fin/total length) and SA/TL (distance from the anterior end of snout to the fore end of the base of anal fin/total length) describe, and the other is zigzag curves which DW/TL (body width in the fore end of the base of dorsal fin/total length), AW/TL (body width in the fore end of the base of anal fin/total length), HL/TL (head hength/total length), SL/TL (snout length/total length), ED/TL (eye diameter/total length), PO/TL (post-orbital length/total length), PL/TL (length of pectoral fin/total length) and CL/TL (caudal length/total length) do. The reason for which the relative-growth curves assume such peculiar shapes was made clear by analyzing the interrelationships among a number of morphogenetical phenomena, such as, shrinkage of viscera, forward translocation of the fore end of dorsal and anal fins, extinction of gelatinous core, multiplication of muscle fibre, calcification of screlotome, or of primitive bony tissues and transformation of brain.

The relative-growth curves in the period after metamorphosis are divided

into three types: 1) straight line with a slight concavity which is found in DA/TL, SD/TL, SA/TL and CL/TL, 2) curve of the shape of a sea-gull in HL/TL, SL/TL, ED/TL, PO/TL, PL/TL and OD/TL (otolith diameter/total length), and 3) simple concave curve in BW/TL, DH/TL, AH/TL, DW/TL and AW/TL. With the exception of a single case, all of these relative-growth curves are very similar in the values of calculated total length to be read at the inflection, or critical point. The curves belonging to each group are very similar to one another in various points of biometrics. In type 1 the curve is ρ- or T-shaped before the end of metamorphosis, except in the curve of CL/TL. In type 2 θ (angle representing the coeficient of relative growth) is the largest in value in the Stage AP-I, smaller in Stage AP-V than in Stages AP-II to AP-IV, and shows an abrupt change of the value at the boundary between the Stages AP-II and AP-III which is indicated by the constancy of total length. Except in OD/TL, the values describe wavy curves in the Stage AP-II, and except in ED/TL and PL/TL they show sexual difference which is represented by that θ is larger in female than in male. Type 3 describes ρ- or T-shaped curve in the metamorphosing stage and wavy one in the Stage AP-II, and two portions of the curve representing Stages AP-I and AP-II shows an extreme difference in the gradient and position from each other. In most of the cases the similarities of the curves can be subsidiarily proved by examining the annual ring in the otolith, the change in their habitats, the differentiation of sex and the development of gonad. Although the gradient of the relative-growth curve is usually represented by the value of α (coeficient of relative growth), it is more appropriately expressed by the angle which the curve makes with the axis. The biological significance of b (initial growth-index) in the allometry is as important as that of α. A consideration was given with respect to the significance of α and b from the biological viewpoint.

III. Morphology: Many of the works which have been carried out on the morphological changes associated with the growth in the fishes and other vartebrates suggest that our knowledge on this field is far from complete. Enriched with varieties in morphological changes, a growth phenomenon can not be accurately defined by such a simple term as prolongation of parts, or its differentiation, or its development.

The morphological changes of various organs and tissues and the mechanism of changes were made the subject of the study. The fall of larval teeth and the appearance of chromatophores should not be taken as criteria of the division of growth stages, since these events are subject to individual variation. The physiological gradient of the ossification of the screlotome is ascending from the middle region of body toward the anterior as well as posterior regions. Moreover, with respect to the primitive vertebra (screlotome) and its accessory processes another gradient runs from the dorsal side to the ventral.

Uchihashi's opinion (1953) that there is a correlation in the fishes between the structure of brain and the swimming habits is largely tenable also in the present case, especially, during the course of metamorphosis.

The pancreas is particularly well developed among the larval digestive organs, but there is neither functional blind sac, nor gall bladder. The end of oesophagus is dilated to continue to the duodenum. The liver is large and coarse in structure. The red organ is not functional. All of these organs undergo remarkable transformation in accordance with the progress of metamorphosis. The blind sac, air bladder and red organ show a parallel development. With the progress of metamorphosis, the pronephros gradually disappear beginning from their posterior end and, at the same time, the mesonephros make their appearrance forming glomeruli.

As to the erythrocyte and larval blood cell a consideration was given. It appers that the latter (fusiform cell) originates in the endothel layer of arterial bulb which undergoes degeneration as metamorphosis progresses.

Morphological and histochemical studies on the rôle of the gelatinous core disclosed the fact that this has an intimate relation with the ossification as well as with the formation of periosteum and fascia, and is, further, utilized as the nutritive substance during the metamorphosis.

As a conclusion, it can be said that, although the mechanism of growth in the conger eel appears, at first sight, to be much complicated, its satisfactory interpretation is given by finding similarity and correlation among respective phenomena. So far as the biological change associated with growth is subject to a considerable individual variation, one must be cautious in generalizing a single case for a whole. The changes, however, follow a very similar course in many instances, not only among individuals, but even among different species of fishes. One must beware of the overestimation of numerals and formulae, or of the carrying out studies from a narrow field of vision. The definition of growth which involves complicated phenomena is not definite according to authors. The term "growth" ought to be defined as "the sum total of biological changes occurring during the period from the instant when an animal takes a certain definite body from to the time when it reaches the adult size in every particular body region and does not necessitate further multiplication of cells". The growth implies the changes preceding the attainment to the hight of biological activity, particularly, of reproductive activity.

PLATES

List of abbreviations on the anatomy and histology.

A anus
Ag arterial bulb
B blind sac
Bc buccal cavity
Bd bile duct
Bp pyloric valve
Br brain
C cardia
Ce cuticular lining on intestinal epithelium
D duodenum
Dg dense gelatinous area
Dl dermal layer
Dp pancreatic duct
E oesophagus

En endocrine pnrtion of pancreas
Et epidermal layer of skin
Ex exocrine portion of pancreas
F connective tissue fibre
Fa anal fin
Fd dorsal fin
Ft follicle of thyroid
G gall bladder
Gb goblet cell
Gc cell with giant nucleus in glandular epithelium of gill opening
Gf gill filament
Gl germinal layer
Gm glomerulus
H hepatic cell
Ha haemal arch
Hc hepatic cell cord
Hm cardiac muscle
I intestine, or ileum
Ie epithelial cell of intestine
K kidney
Km mesenchymal portion of kidney
Kp parenchymal portion of kidney
Ku Küpffer's cell
L liver
Lc leucocyte
Lg loose gelatinous area
Lm larval stomach
Ls lateral septum
M muscle
Mc principal constituent cells of oesophagus
N notochord in Plates, or cephalic kindney in Figures
Na neural arch
Np pronephros, or pronephric duct
O osteoblast
Od oil droplet in hepatic cell
Og gelationous layer
On otolith nucleus
Oz opaque zone of otolith
P pancreas
Pc pancreatic cell cord
Pd pneumatic duct
Pr false annual-ring of otolith
Pt protective cell of oesophagus
Py pylorus
R rectum
Ro red organ
S spleen
Sb swim bladder
Sg spinal ganglion
T thyroid
Tb taste bud
Ts colloidal substance of thyroid
Tz transparent zone of otolith
U unicellular mucous gland
Ud uriniferous tubule of mesonephric kidney
V blood vessel
W wandering cell
Z zymogen granule

EXPLANATION OF PLATES

Plate I

1. Head and anterior part of trunk of leptocephalus (Stage III). Note the myotomes, spinal cord, alimentary canal and larval pattern melanophores perceptible through the skin or muscle. × ca. 5.6
2. Caudal end of same larva, showing the myotomes and the melanophores in larval pattern. × ca. 5.6
3. Posterior part of trunk of "Shirasu" larva (Stage V), showing the anus and the melanophores of larval pattern. × ca. 7.1
4. Lateral-line scale of adult specimen (TL: 220mm.), stained by alkaline alizarin red S. × ca. 14

Plate II

1. Otolith in the specimen of 2nd age-grade showing the pseudoannual ring, the otolith nucleus, the transparent zone, and the boundary of age grades. × ca. 60
2. Difference in the diameter of annual ring in different age grades, showing Lee's phenomenon. a, 0 age-grade; b, 1st age-grade; c, 2nd age-grade; d, 3rd age-grade (Kumano-Nada material with an irregular annual ring). × ca. 25
3. Microscopical structure of otolith. Vertical lines representing the steps of growth and the horizontal lines of the radial medulla. × ca. 1000

Plates III～VIII

Growth of gonad and differentiation of egg cell.

Plate III

1. Non-ovulating ovary of 1st age-grade specimen from Ise Bay. × ca. 200
2. Oocytes in the ovary of same. × ca. 800
3. Non-ovulating ovary of 2nd age-grade specimen from Ise Bay. × ca. 200
4. Oocytes in the ovary of same. × ca. 1000

Plate IV

1. Non-ovulating ovary of 1st age-grade specimen from Kumano-Nada. × ca. 100
2. Oocytes in the ovary of same. × ca. 800
3. Oocytes in the non-ovulating ovary of Kumano-Nada material. The specimen appears to belong presumably to 1st age-grade. × ca. 800
4. Egg cells in the ovisac of 2nd age-grade specimen from Kumano-Nada. Note a small number of tiny oil-globules in the cells. × less then 200

Plate V

1. Egg cells in higher magnification, same as shown in Pl. IV–4. × ca. 800
2. Ovisac of 3rd age-grade specimen. × ca. 80
3. Egg cells of the same ovisac. × ca. 200
4. Oil globules and germinal vesicle of egg cells, 3rd age-grade specimen. × ca. 800

Plate VI

1. Ovisac of 4th age-grade specimen. × ca. 80
2. Egg cells found in the same ovisac. The secondary egg cell is not yet perceptible in the interstices among primary ones in this age-grade. × ca. 200
3. Larger oil globule of same egg cell. × ca. 800
4. Ovisac of 5th age-grade specimen. × ca. 80

Plate VII

1. Egg cells of 5th age-grade specimen. The cells which can be conjectured as secondary egg are rarely perceptible in the interstices among primary eggs. × ca. 200
2. Egg cells found in the same ovisac. Showing the increase of yolk substance and the union of oil globules into one. × ca. 800
3. Primary egg cells and suspectable secondary egg cells of 6th age-grade specimen. The latter cells are present in the interstices among primary eggs. × ca. 80
4. Compact cytoplasm with increasing yolk substance of 6th age-grade specimen. × ca. 200

Plate VIII

1. Egg cells with cytoplasmic structure made indistinct by the increase of yolk substance, 7th age-grade. × ca. 100
2 Primary egg cells accompanied with residual cells which resemble secondary egg, 7th age-grade. Note the increase of oil globules and the decrease in their sizes. × ca. 200
3. Egg cells of 8th age-grade specimen, showing the obscurity of cytoplasm due to the increase of yolk substance. × ca. 60
4. Germinal vesicle and oil globules in the same, in higher magnification. × ca. 360

Plates IX～XVI

Histological photomicrographs of visceral organs in the materials of Stages I and II.

Plate IX

1. Section of glosso-pharyngial region, showing the unossified ceratohyals, the undifferentiated gill-filaments and the little developed thyroid. H-E × ca. 200
2. Little developed thyroid in high magnification, showing the empty follicules and the colloidal substance. H-E × ca. 800
3. Section of heart, showing the gelatinous serum of circulating blood and a small number of blood cells. H-E × ca. 200
4. Circulating blood cells in the heart. They are very small in their numbers and in morphologically undifferentiation. H-E × ca. 800

Plate X

1. Section of liver and pronephric kindney. A hollow-like structure represents the hepatic vascular system. H-E × ca. 200
2. Hepatic cells of two different sizes. H-E × ca. 800
3. Lower jaw, showing the larval teeth, the pit organ and the sensory canal. H-E × ca. 200
4. Well-developed and functional pancreas which contains a large number of zymogen granules in the apical cytoplasm. H-E × ca. 800
5. Section of visceral organs through the level of larval stomach. H-E × ca. 40

Plate XI

1. Pancreas and pronephric kidney, showing the ciliary epithelium of the latter. H-E × ca. 800
2. Section of mesonephric kidney and intestine. Pronephric duct reduced to a pair of canals on this level. Note the plicae longitudinalis and the wall structure of intestine. H-E × ca. 200
3. Mesonephric kidny, showing the mesenchymatous cells. H-E × ca. 800
4. Undifferentiated glandular epithelium of gill opening. H-E × ca. 800
5. Section of pronephric kidney, showing the state of connective fibres. Mallory × ca. 200
6. Pronephric duct in the degenerating region. The ciliated epithelial cells are in the state of degeneration and fusiform cells in circulating blood. H-E × ca. 800
7. Section of spleen. H-E × ca. 200

Plate XII

1. Section through the level of larval stomach, showing the developing tunica propria of larval stomach and the functional pancreas. H-E × ca. 200
2. Terminal part of blind sac, showing the undifferentiated condition of its structure. H-E × ca. 800
3. Section of oesophagus. Note the thin and incomplate epithelial layer. H-E × ca. 200
4. Basal part of blind sac. H-E × ca. 200
5. Terminal part of blind sac and spleen. H-E × ca. 200
6. Section of ileum, showing the well-developed cuticular lining. H-E ca. 200

Plate XIII

1. Section through the rectum, showing the contents of its cavity and the leucocyte in submucosa. H-E × ca. 200

2 and 3. Structure of intestinal epithelium with the cuticular lining. 2, H-E; 3, Mallory × ca. 800

4. Section through the curved region of pneumatic duct. H-E × ca. 800

Plate XIV

1. Section through the level of larval stomach and curved region of pneumatic duct which is surrounded by mesenterial connective tissue. H-E × ca. 200
2. Opening of pneumatic duct observable within the wall tissue of larval stomach. H-E × ca. 200
3. Pneumatic duct and anterior cusp of swim bladder. The former enters the muscular sheath ac-

companied with blood vessels. H–E × ca. 200
4. Section of pneumatic duct, showing blood vessels lying on the outside of the muscular sheath. H–E × ca. 800

Plate XV

1. Section cut a cross the swim bldder and the pneumatic duct in the region posterior to that shown in Pl. XIV–3. The former is curved by connective tissue sheath and the latter enters the muscular and connective tissue sheaths. H–E × ca. 200
2. Section of the swim bladder and the pneumatic duct together with the red organ appearing in the region posterior to that shown in the preceding photograph. H–E × ca. 200
3. Section of the posterior end of red organ, showing its junction with the pneumatic duct lying within the sheath of swim bladder. H–E × ca. 200
4. Section of the bladder in the region posterior to that shown in the previous photograph. H–E × ca. 200
5. Epithelial layer at the base of dorsal fin. Differentiation of mucous cells is somewhat indistinctly recognizable. Mallory × ca. 800

Plate XVI

1. Cross section of caudal part. Mallory × ca. 40
2. Another section of the same. Note the relation between the site of ganglion and the structure of gelatinous core. Mallory × ca. 200
3. Same in higher magnification. Note the relation among the positional difference of wandering cell and Osteoblast in gelatinous core, the rôle in their ossification and the stage of material. Mallory × ca. 800

Plates XVII～XXIII

Histological photomicrographs of visceral organs of the materials in Stage III.

Plate XVII

1. Section of glosso-pharyngial region, showing the differentiating gill-filaments and the developing thyroid. H–E × ca. 80
2. Differentiating glandular epithelium of gill-opening, left side, secreted substance. Mallory × ca. 800
3. Thyroid follicles lined by functional glandular-epithelium and containing colloidal substance. H–E × ca. 800
4. Circulating blood cells in heart. H–E × ca. 200

Plate XVIII

1. Blood cells in the thoracic region of body cavity. H–E × ca. 200
2. Section of pneumatic duct and its accompanying-vessels cut through in the level of spleen. H–E × ca. 150
3. Blood cells visible in heart. H–E × ca. 800
4. Same as Pl. XVIII–2 reproduced in a higher magnification. H–E ca. 800

Plate XIX

1. Section of liver, showing the differentiation of parenchymatous and mesenchymatous tissues and the development of vascular system. H–E × ca. 800
2. Exocrine and endocrine pancreas. Parenchymatous cells of exocrine portion contain numerous zymogen granules in apical zone. H–E × ca. 800
3. Section of viscera passing through the level of gall bladder, showing the extent of liver differentiation and the relative positions of liver, gall bladder and oesophagus. H–E × ca. 200
4. Section of pronephric kidney, showing the pronephric duct and the mesenchymal tissue. H–E

× ca. 800

Plate XX

1. Liver and pancreas, showing the morphological differentiation of parenchymatous cells of the both. H–E × ca. 800
2. Mesonephric kidney, showing the glomerulus and Bowman's capsule. H–E × ca. 800
3. Section of alimentary canal passing through the level of pylor-duodenum. H–E × ca. 200
4. Same, cut in the region further anteriorly than in Fig. 3. H–E × ca. 200

Plates XXI & XXII

XXI–1. Section of alimentary canal in the level of cardiac stomach, showing the difference of histological structure in cardiac and pyloric regions of stomach. H–E × ca. 200

XXI–2. Section of ileum with well-developed cuticular lining and plicae longitudinalis on ventral side. H–E × ca. 200

XXI–3 and 4 & XXII–1. 3 and 4. Sections of swim bladder, pneumatic duct and red organ. Showing the branching of blood vessels accompanied with pneumatic duct, the junction of pneumatic duct with swim bladder and the change of their histological structures. H–E × ca. 200

XXII–2. Structure of red organ and pneumatic duct in higher magnification, showing the histological structure of pneumatic duct and of branching capillaries of red organ. H–E × ca. 800

Plate XXIII

1. Cross section cut through the interganglionic region of caudal part. H–E × ca. 200
2. Another section, showing wandering cells and osteoblasts in dense gelatinous area. H–E × ca. 800
3. Section cut through the spinal gangion, showing the positional relation between ganglionic lying and dense gelationus area. H–E × ca. 200
4. Same section showing the multiplication of fibrous matter. Mallory × ca. 800
5. Epithelial layer of skin in the basal part of dorsal fin. Note the differentiation of mucous cells. Mallory × ca. 800

Plates XXIV～XXXII

Histological photomicrographs of visceral organs in the materials of Stage IV.

Plate XXIV

1～4. Sections of viscera, showing the antero-posterior changes in the sites and histological structure of various organs. H–E × ca. 100

Plate XXV

1. Section of thyroid showing well-developed follicles, fully differentiated mucous cells and taste bud. H–E × ca. 200
2. Taste bud in the palatal region of buccal cavity. H–E × ca. 200
3. Epithelium of thyroid follicles acidophilic colloid with a small number of peripheral vacuoles. H–E × ca. 800
4. Section of heart, showing the development cardiac muscle and the increase of circulating blood cells. H–E × ca. 200
5. Blood cells in high magnification of Pl. XXV–4. Note the shape of these cells and the nuclei locating at the center of cardiac muscle. H–E × ca. 800

Plate XXVI

1. Section of heart, showing the increase of fusiform cells in circulating blood. H–E × ca. 800
2. Section of jaws, showing the ossified jaw bone and well-differentiated mucous cells. H–E × ca. 200

3. Glandular epithelium of gill opening. Full differentiation and functional activities of its constituents cells are well indicated by their stainability. A cell containing giant nucleus is visible on the epithelial surface. Mallory × ca. 200
4. Endocrine portion of pancreas surrounded by exocrine portion. H-E × ca. 200
5. Section of pronephric kidney. H-E × ca. 200

Plate XXVII

1. Mesonephric kidney, showing glomerulus and proximal convoluting tubule. H-E × ca. 800
2. Mesonephric kidney, showing collecting tubule and its relation to convoluting tubules. H-E × ca. 200
3. Section of the terminal part of pronephric kidney, showing the degeneration of pronephric duct. H-E × ca. 800
4. Mesenchymal tissue of mesonephric kidney. H-E × ca. 800

Plate XXVIII

1. Gall bladder and cystic duct in the region of its aperture. Mallory × ca. 800
2. Section showing the arrangement of gall bladder, cystic duct and bile duct. H-E × ca. 200
3. Oblique section of ileum. Note numerous leucocytes lying beneath the epithelial layer. H-E × ca. 800
4. Section passing through the aperture of pneumatic duct which opens at the junction of blind sac and oesophagus. H-E × ca. 800

Plates XXIX & XXX

XXIX-1 and 3 & XXX-2 and 4. Sections of circulatory system of red organ, showing the branching of vessels. H-E × ca. 800

XXIX-2 and 4 & XXX-1 and 3. Sections of swim bladder, pneumatic duct and red organ. Note the branching of blood vessels in red organ, the junction of pneumatic duct with swim bladder and the change in their histology. H-E × ca. 200

Plate XXXI

1 and 2. Sections of caudal ganglion, showing the vertebral ossification and the gelatinous core elimination. Fig. 1, H-E; Fig. 2, Mallory × ca. 200

3 and 4. Same in high magnification, showing wandering cells, osteoblasts and fibrous matter in dense gelatinous area. Fig. 3, H-E; Fig. 4, Mallory × ca. 800

Plate XXXII

1. Section of caudal part, showing interganglionic portion. Note the morphological difference from the same region shown in Pl. XXXI-1. H-E × ca. 200
2. Section of urostyle, showing the periosteal formation at sacrifice of the fibrous matter of gelatinous core. Mucous cells on the epithelial surface are fully differentiated. Mallory × ca. 200
3. Section of caudal part passing through the interganglionic portion to show the fibrous matter in dense gelatinous area. Mallory × ca. 800
4. Epithelial layer in the basal part of dorsal fin, showing the well-differentiated mucous cell. Mallory × ca. 800

Plates XXXIII～XLV

Histological photomicrographs of visceral organs of the materials in Stage V.

Plates XXXIII～XXXVIII

Antero-posterior serial representation of cross sections of viscera. H-E × ca. 60

Plate XXXIX

1. Section of glosso-pharyngial region. Note the functional gill filaments and well-developed thyroid. H-E × ca. 80
2. Showing the well-developed thyroid and the well-differentiated epithelial layer of buccal cavity. H-E × ca. 200
3. Follicles and colloidal substance of functional thyroid in higher magnification. Note the cuboidal epithelium and the acidophilic colloid containing peripheral vacuoles. H-E × ca. 800
4. Taste bud on the palatal portion in the hight of its activity. H-E × ca. 800

Plate XL

1. Section of heart, showing the well developed cardiac muscles. H-E × ca. 200
2. Same in higher magnification, showing the centrally locating nuclei of cardiac muscles. H-E × ca. 800
3. Circulating blood cells in heart. Note their shapes and stainability. H-E × ca. 800
4. Section of the central part of spleen. H-E × ca. 800

Plate XLI

1. Section of gill opening, showing a decisive morphological differentiation of glandular epithelial cells. Those with giant nucleus are noticeable on the surface and the base of the layer. Mallory × ca. 800
2. Section of endocrine portion of pancreas, showing Langerhans' islet surrounded by acinous tissue. H-E × ca. 800
3. Section of pronephric kidney, showing the pronephric duct. H-E × ca. 800
4. Section of mesonephric kidney. Typical photomicrograph showing the structure of Bowman's capsule and the arrangement of capillary loops in glomerulus. H-E × ca. 800

Plates XLII～XLIV

XLII-1. Section of pneumatic duct in the region opening into the digestive canal. Showing the differences in the histological structure of pneumatic duct and stomach. H-E × ca. 800

XLII-2. Cardiac region of oesophagus and pyloric blind sac (fundus), showing the difference of their musclarture. H-E × ca. 200

XLII-3. Blood vessel at the anterior end of red organ. H-E × ca. 800

XLII-4. XLIII-1～3 & XLIV-1～4. Sections of swim bladder, pneumatic duct and red organ. Note the invasion of blood vessels in red organ, the junction of pneumatic duct with swim bladder and the transition in their histological structures. H-E × ca. 200

XLIII-4. Structure of epithelium at point of union of pneumatic duct with swim bladder and the capillaries uniting into larger vessels at the posterior end of red organ. H-E × ca. 800

XLIII-5. Structure of red organ. H-E × ca. 800

Plate XLV

1. Section showing fibrous matter within the dense gelatinous area in the ventral portion of a caudal vertebra. Mallory × ca. 800
2. Section of caudal part of body showing the formation of haemal arch and the development of muscles. Mallory × ca. 200
3. Proliferation of fibrous matter in the dense gelatinous area. Mallory × ca. 800
4. Differentiation of epithelial cells in abdominal skin. Mallory × ca. 800

Plates XLVI～LIII

Histological photomicrographs of viscera of the material in Stage VI.

Plate XLVI

1. and 2. Sections of viscera passing through the cardiopyloric level, showing the arrangement of

digestive canal. Note the plicae longitudinalis of oesophagus and intestine. H–E × ca. 40

3. Section showing the structure and arrangement of gall bladder, cystic duct and bile duct. H–E × ca. 200
4. Section of pancreas, showing its endocrine portion surrounded by acinous tissue. The parenchymatous cells of exocrine portion have decreased zymogen granules in their apical zone. Mallory × ca. 800
5. Section of parenchymatous cell. H–E × ca. 600

Plate XLVII

1. Section of mesonephric kidney. showing glomerulus and interstitial haemopoietic tissue. H–E × ca. 800
2. Section of mesonephric kidney. H–E × ca. 80
3. Section of pronephric kidney, showing pronephric duct surrounded by haemopoietic tissue. H–E × ca. 800
4. Section of mesonephric kidney, showing interstitial haemopoietic tissue. H–E × ca. 800

Plate XLVIII

1. Longitudinal section of pneumatic duct, showing the valvelike structure of epithelial layer. H–E × ca. 800

2. and 3. Proboscis valve of pylorus. Note the histological difference of pylorus and duodenum. H–E × ca. 200

4. Longitudinal section of pyloric valve. H–E × ca. 800

Plate XLIX

1. Section of alimentary canal on the level of spleen. Note the arrangement of oesophagus. blind sac, pylorus and intestine and the histological differences among them. H–E × ca. 200
2. Epithelial layer of duodenum from the figure same as that shown in Pl. XLVIII–2. in higher magnification. Note the well-developed goblet cells. H–E × ca. 800
3. Section of duodenum, showing the structure of epithelial layer. Note the goblet cells and the plicae longitudinalis. H–E × ca. 800
4. Section of ileum lacking in the goblet cell in epithelial layer. H–E × ca. 800

Plates L〜LII

L–1. Section of intestine in the region of boundary between ileum and rectum, showing well-developed cuticular lining and numerous leucocytes in the basal portion of epithelial layer. H–E × ca. 800

L–2 and 3. LI–1 and 2 & LII–1〜3. Sections of swim bladder and pneumatic duct. Consecutive figures are taken from before backward in due order. Showing the branchlets of blood vessels in red organ, the junction of pneumatic duct with swim bladder and the transition in their histological structure. H–E × ca. 200

L–4. Section of swim bladder in the region of red organ, showing the vacuolization cytoplasm of epithelial cells of swim bladder. H–E × ca. 200

LI–3 and 4. Consecutive sections of pneumatic duct and red organ in the level through the junction of pneumatic duct with swim bladder, showing the pneumatic duct branches invading into red organ. H–E × ca. 800

LII–4. Section of caudal screlotome, showing the histological structure of gelatinous core and the progress of vertebral ossification. H–E × ca. 200

Plate LIII

1. Section of caudal inter-screlotome, showing the structure of gelatinous core and the derivation of periosteum from fibrous matter. H–E × ca. 200

2 and 3. Sections of caudal part, showing the elimination of gelatinous core and the ossification of vertebra and neural arch. Note the decrease of osteoblast. H–E × ca. 800

Plates LIV～LIX

Histological photomicrographs of organs of the materials in Stages VII and VIII (elver).

Plate LIV

1～6. Sections of visceral organs, showing the changes of histological structure. The origination of figures is taken in due order from before backward. Note the contents of stomach and the proboscis valve of pylorus. 1, 4 and 5, H–E; 2, 3 and 6, Mallory × ca. 40

Plate LV

1. Section through the liver, showing the accumlation of fatty substance in cytoplasm. H–E × ca. 200
2. Same in a higher magnification, showing the remnants of cytoplasmic oil-droplets as vacuoles and well-developed interstitial tissues. H–E × ca. 800
3. Section of pancreas and spleen. H–E × ca. 200
4. Section of pancreas, showing the cytoplasm lacking in the zymogen granules. H–E × ca. 800

Plate LVI

1. Section of spleen, showing the splenic corpuscle. H–E × ca. 800
2. Section of mesonephric kidney, showing the glomerulus and its relation to the convoluted tubules. H–E × ca. 80

3. and 4. Mesonephric kidney, showing the well-developed interstitial tissue. H–E × ca. 800

5. Cross section of oesophagus, showing the differentiations of epithelial cells. Mallory × ca. 200

Plate LVII

1. Section of oesophagus, showing three kinds of epithelial cells denoted by the mucous, protective and main cells. Note the protective cells covering the blood capillaries along plicae longitudinalis. H–E × ca. 800
2. Section through the boundary of oesophagus and cardium. Note the opening of pneumatic duct. H–E × ca. 160
3. Section of oesophagus and duodenum, showing the histological difference between them. H–E × ca. 160
4. Section of rectum, showing the leucocytes in the basal portion of epithelial layer. H–E × ca. 800

Plate LVIII

1 and 2. Consecutive photomicrographs of pyloric valve. Fig. 1, pyloric valve and duodenum; Fig. 2, blind sac and pyloric valve. Mallory × ca. 200

3. Section of caudal part, showing the ossification of bones. Roehl × ca. 100
4. Same in higher magnification, showing vertebral ossification and periosteal formation. Roehl × ca. 200

Plate LIX

1. Section of caudal part, showing the ossification of neural arch and vertebra and the periosteum derived from fibrous matter originating in gelatinous core. Roehl × ca. 800
2. Ossification of haemal arch and completion of caudal artery and vein. Roehl × ca. 800
3. Total preparation of caudal skeleton. Alkaline alizarin red. S × ca. 100
4. Section of urostyle, showing the ossification of caudal skeletons. Roehl × ca. 200

Plates LX～LXII

Histological photomicrographs of organs of the materials in Stage AP-II.

Plate LX

1. Section of liver. H–E × ca. 40
2. Section of liver, showing the well-developed interstitial tissues. H–E × ca. 800
3. Section of spleen and pancreas, showing Langerhans′ islet surrounded by pancreatic acini. H–E × ca. 80
4. Section of spleen, showing haemopoietic tissue. H–E × ca. 800
5. Section of pancreas, showing functional acini and principal duct of pancreas. H–E × ca. 80

Plate LXI

1. Mesonephric kidney, showing well-developed convoluting tubules. H–E × ca. 80
2. Interstitial tissue and convoluting tubulles of kidney. H–E × ca. 800
3. Section of kidney, showing glomerulus and well-developed haemopietic tissue. H–E × ca. 800
4. Section of oesophagus. Note the musculature and submucosa. H–E × ca. 100
5. Section of cardia, showing developing musculature and glandular structure. H–E × ca. 100

Plate LXII

1. Section of cardia, showing well-developed glandular structure. H–E × ca. 100

2∼5. Section through the stomach, showing the histological differences among cardia, blind sac, pylorus and duodenum. H–E × ca. 40

6. Section of boundary between cardia and blind sac. showing the difference of their histological structure represented in a higher manification. H–E × ca. 100
7. Section of fundus, showing the well-developed musculatures. H–E × ca. 100

Plate LXIII

Color photomicrographs showing the ossification of caudal vertebrae in the material fixed with 10% aq. solution of formalin and stained with KOH-glycerin-alizarin red S. 1, Stage I; 2, Stage III; 3, Stage IV; 4, Stage VI; 5, Stage VII; 6 and 7, Stage AP-I. 1∼5 × ca. 50, 6 × ca. 25, 7 × ca. 100

Plate LXIV

Color photomicrographs showing the antero-posterior physiological gradients in the vertebral ossification in a single material (Stage V) fixed in 10% ap. solution of formalin and stained in KOH-giycerin-alcohol-alizarin red S, exceptin 7 and 8. 7 shows the ossification in the material of Stage VII in the region corresponding to that shown in 4 and 8 shows the topographycal relation between the spinal ganglia and the screlotomes in a leptocephalic larva (Stage III), double stain with methylene blue and KOH-glycerin-alcohol-alizarin red S. × ca. 100 (right side…anterior)

1. 3rd, 4th and 5th screlotomes.
2. 39th and 40th screlotomes.
3. 74th and 75th screlotomes.
4. 107th and 108th scrclotomes.
5. 118th, 119th and 120th screlotomes.
6. 136th, 137th, 138th and 139th screlotomes.
7. 105th, 106th and 107th vertebrae.
8. Screlotomes in the middle part of body, showing spinal cord, spinal ganglia, notochordal areoles and screlotomes.

Plate LXV

1∼4. Color photomicrographs showing the cartilage of the larvae fixed in 10% aq. solution of formalin and stained in toluidine blue. × ca. 50

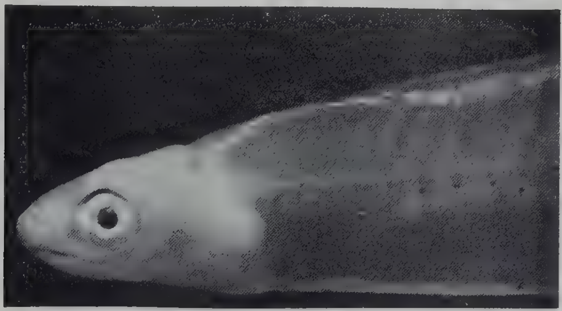
1. Cartilage in the caudal part of material in Stage II.
2. Cartilage in the caudal part of material in Stage V.
3. Cartilage in the caudal part of material in Stage VII.
4. Cartilage ossification in the basalia and radialia of pectral fin in the material of Stage VI.

5∼6. Color photomicrographs showing the gelatinous core in the caudal part of larvae fixed in 10

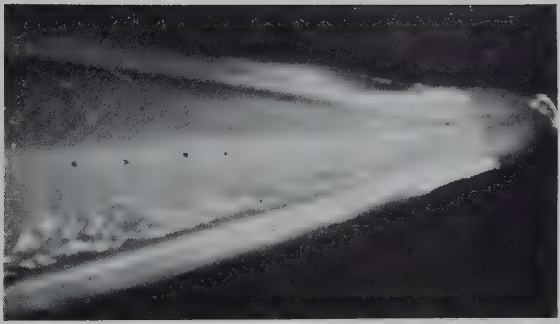
% aq. solution of formalin and stained in toluidine blue buffered in pH 3.5. × ca. 250
5. Stage I, 6. Stage IV.

Plate LXVI

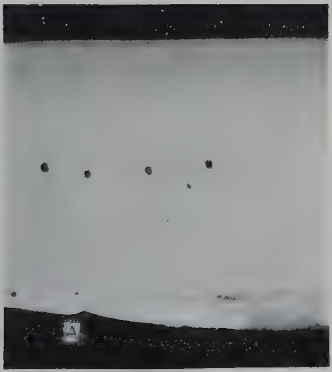
Color photomicrographs showing the endothel layer of arterial bulb, the fusiform cell originated by endothel cell and the degeneration of endothel layer caused by secession of its cells, fixed in Bouin's fluid and stained in Ehrlich's haematoxylin and eosin. × ca. 800
1. Stage I, 2. Stage IV, 3. Stage VI



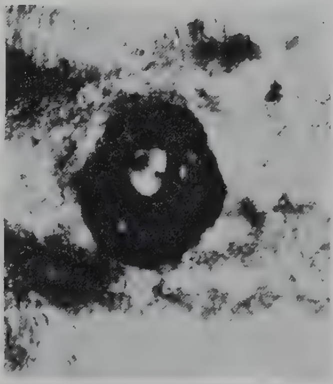
1



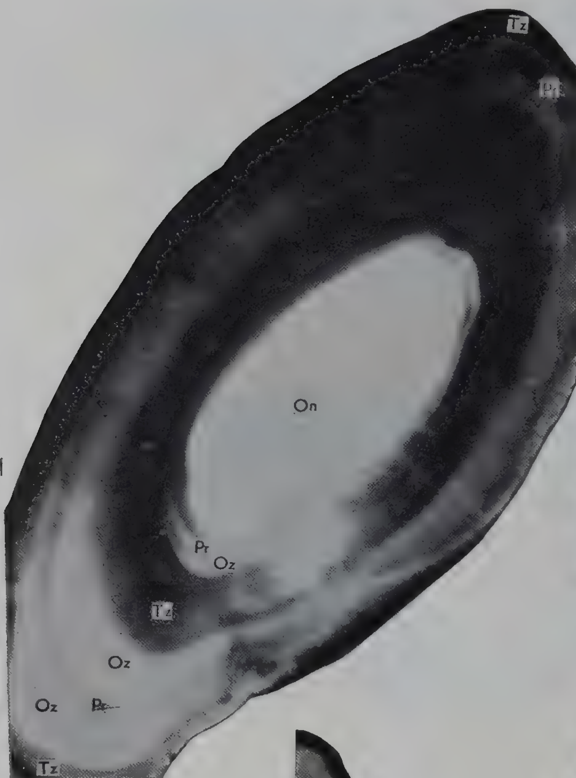
2



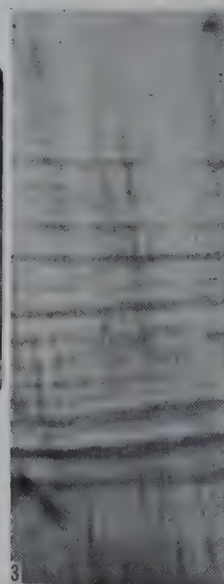
3



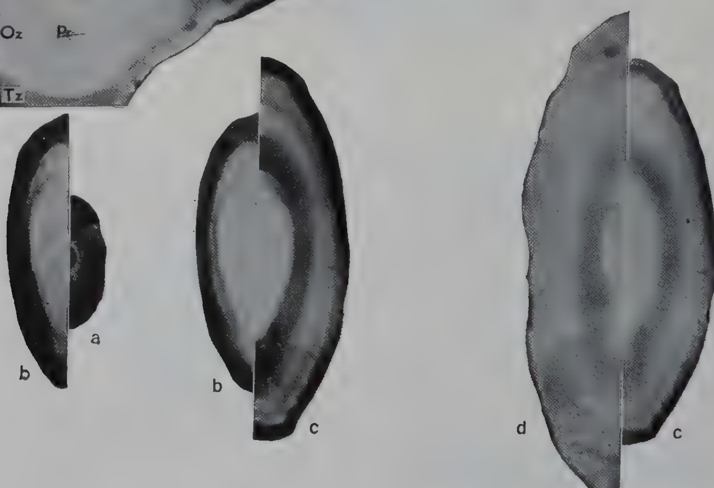
4



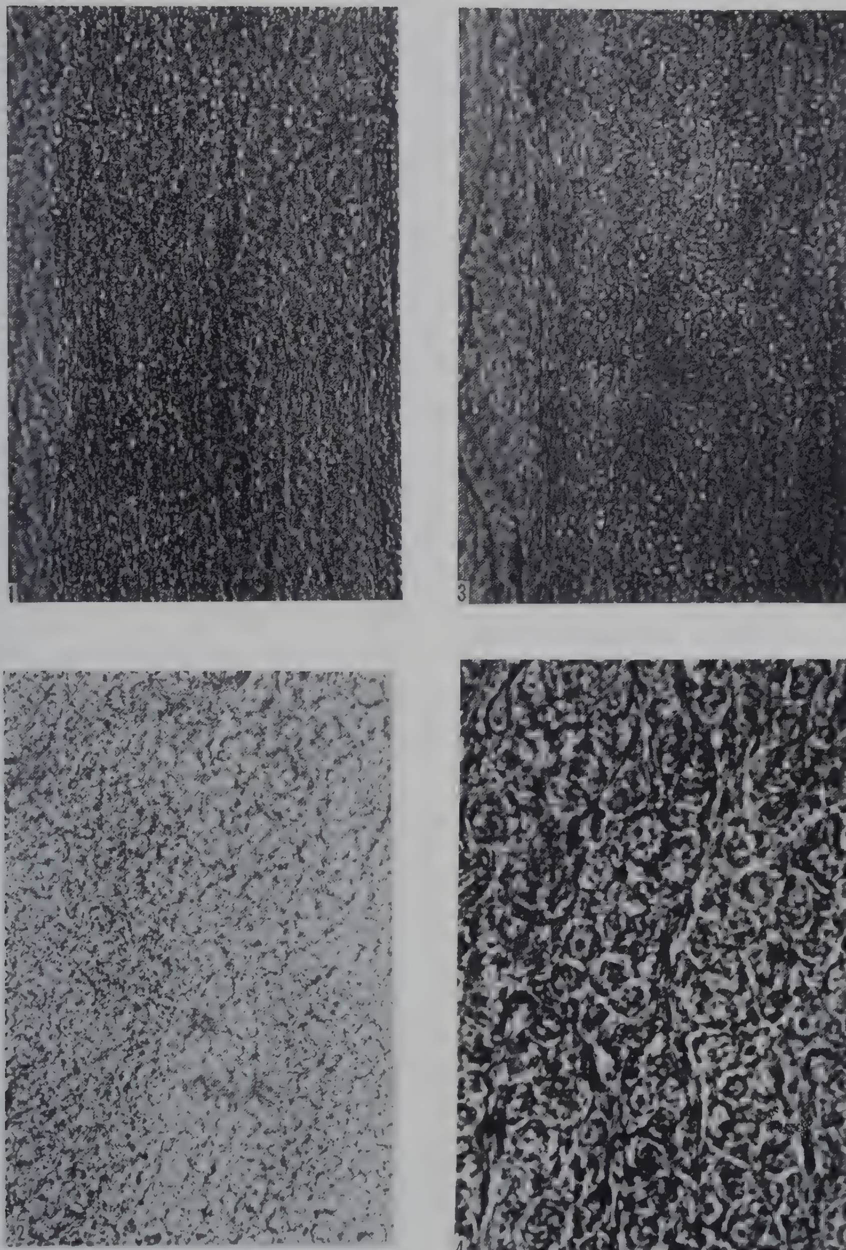
1

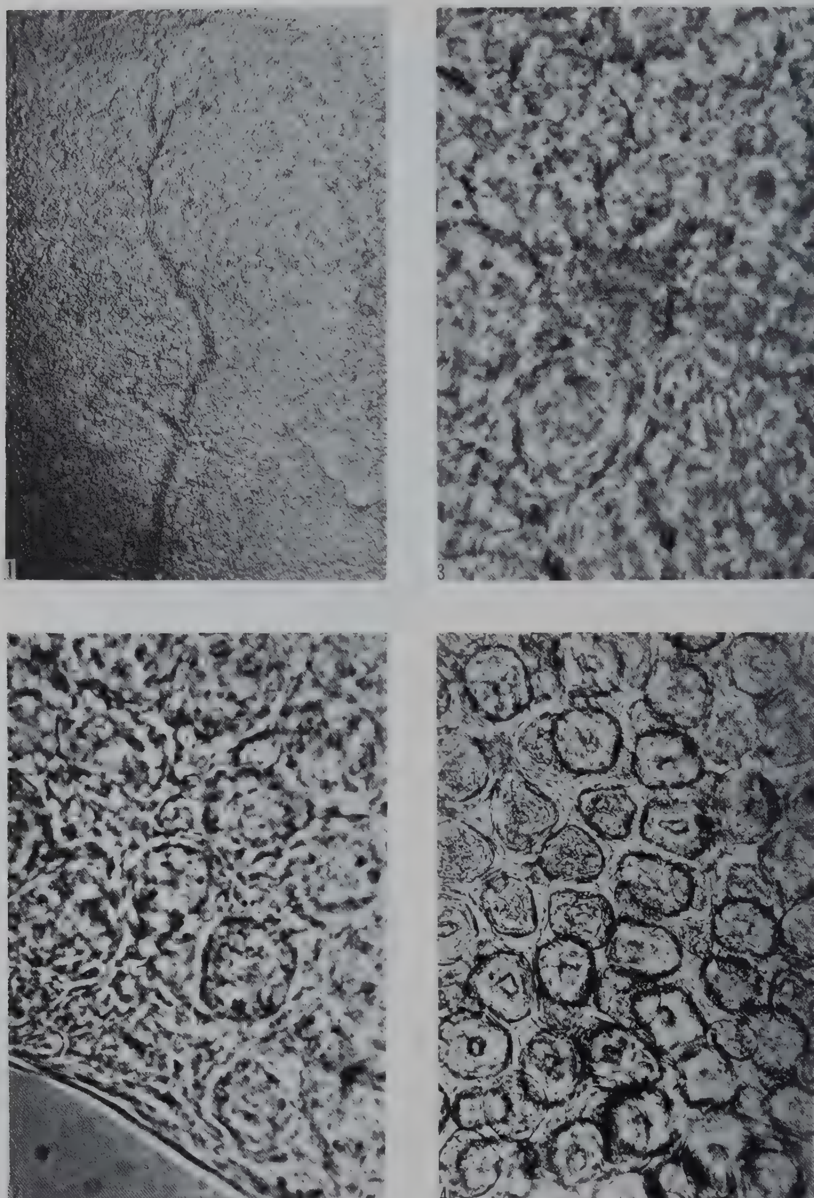


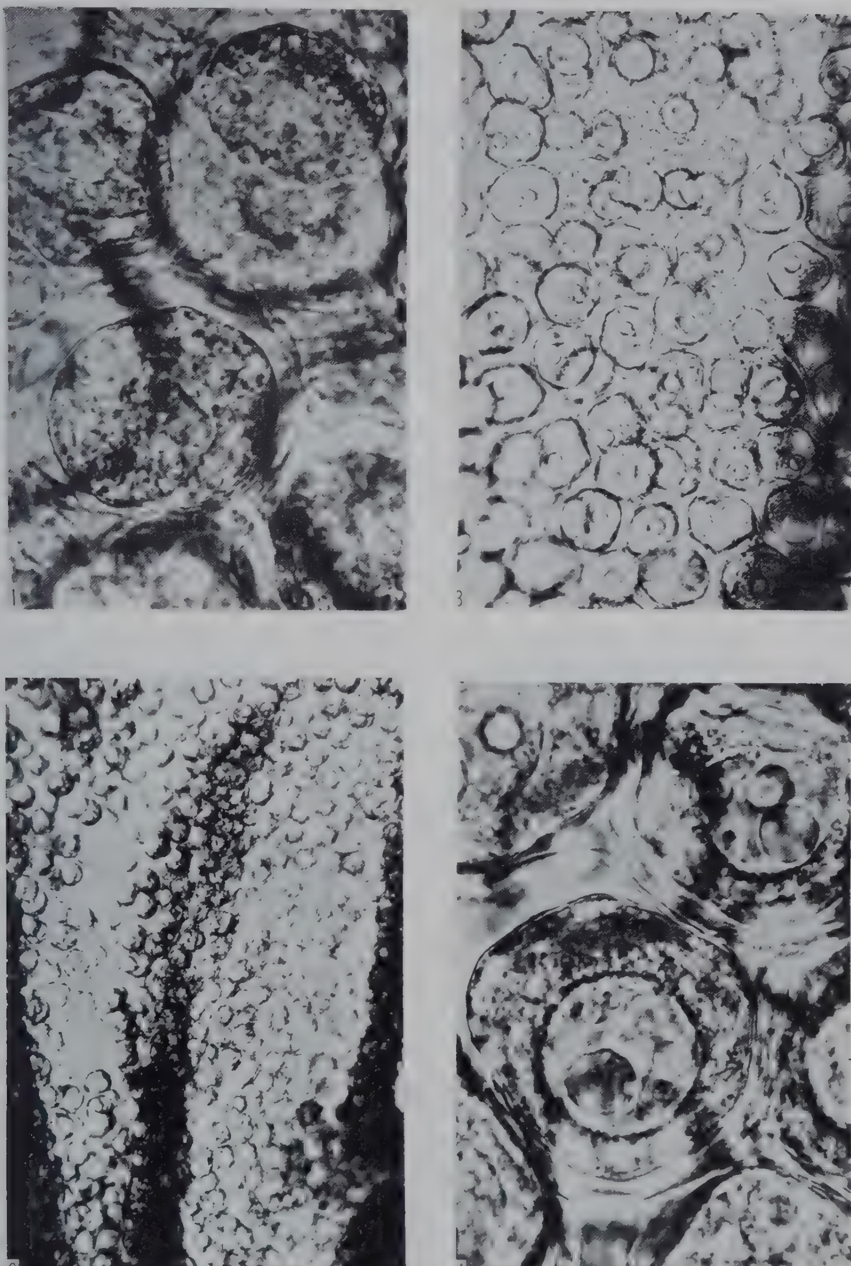
3

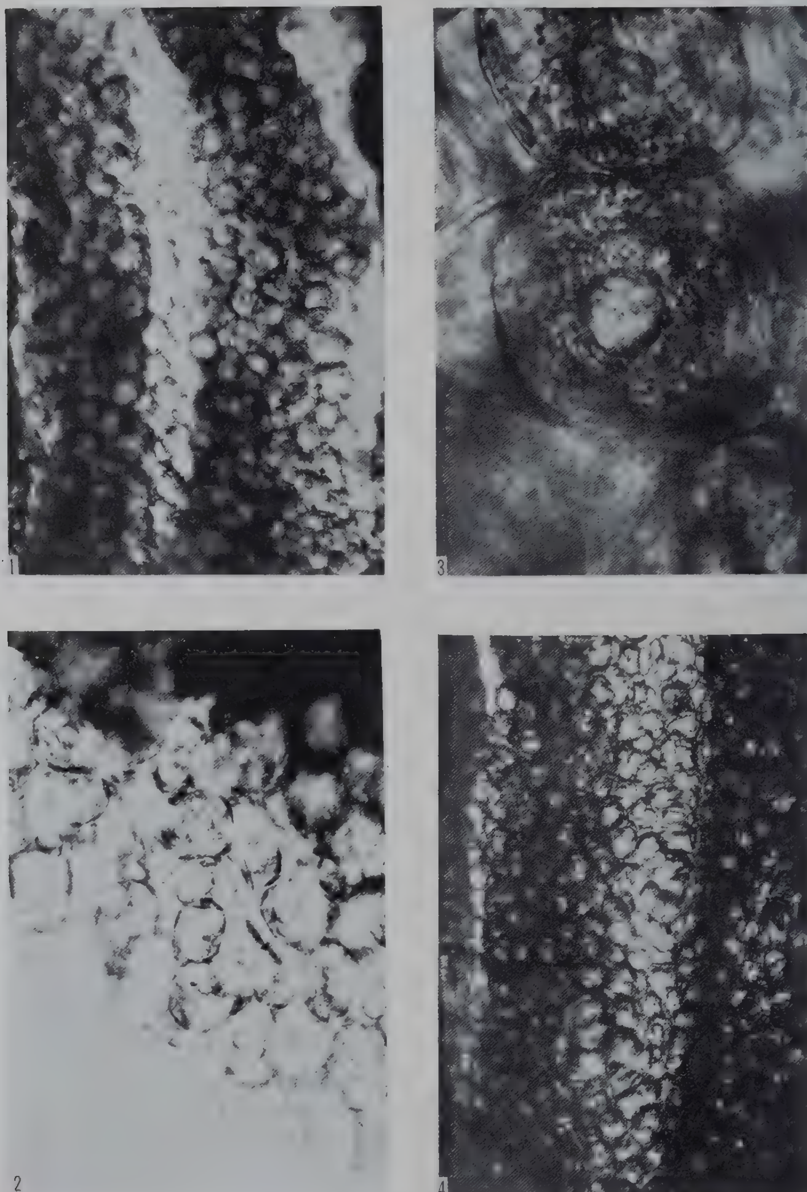


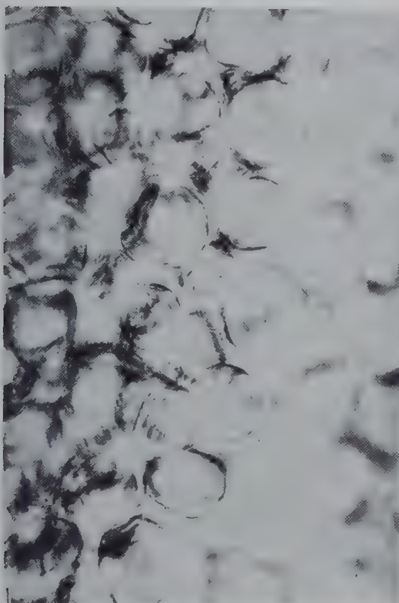
2

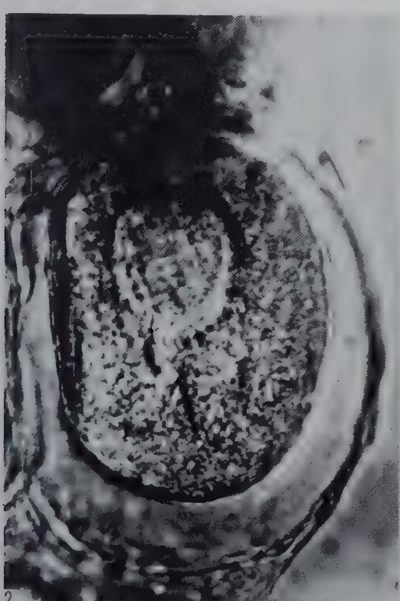

1
3
2
4

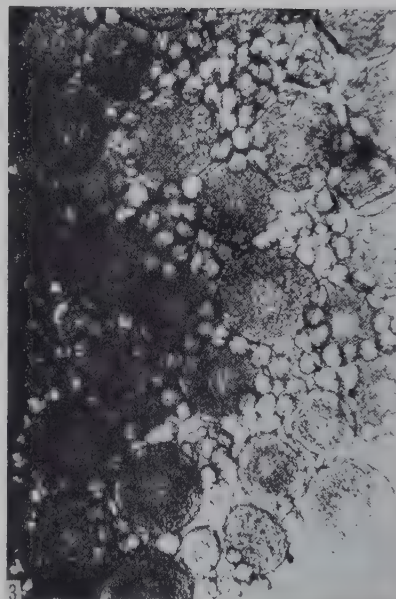

1
3
4

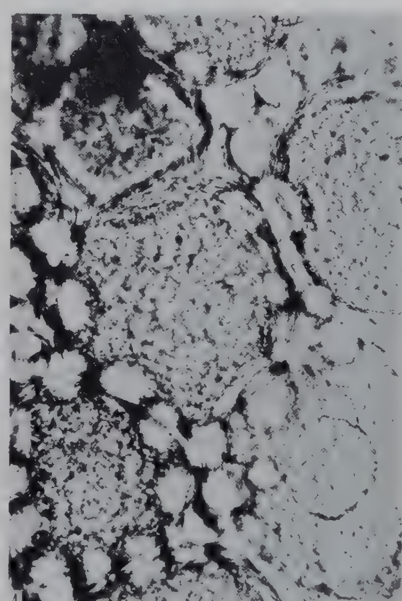


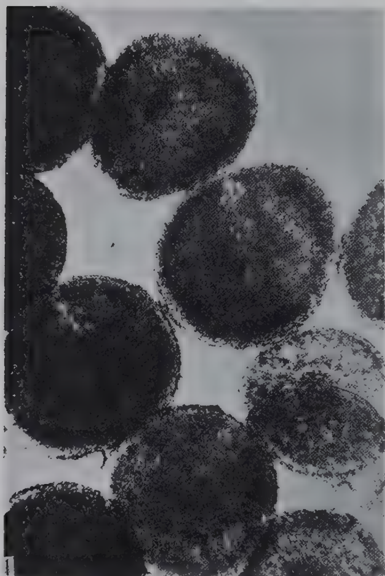


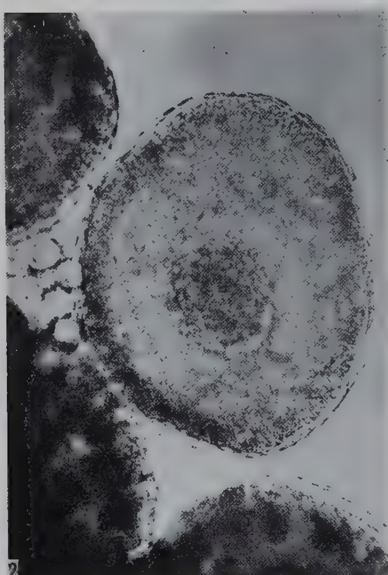



2

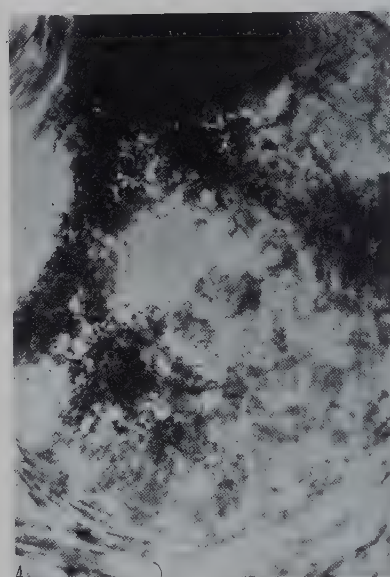

3

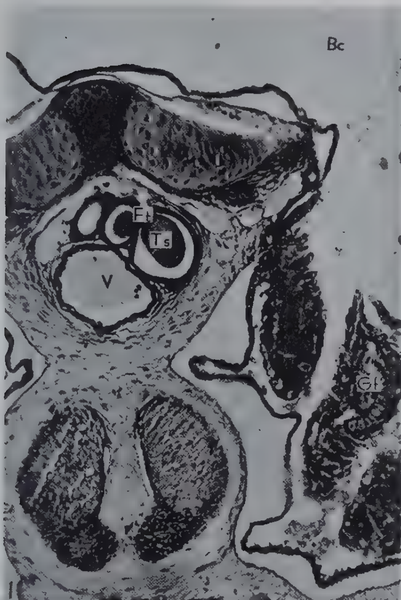

4

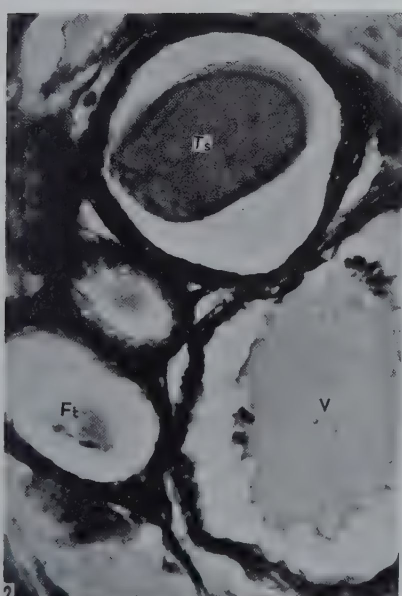


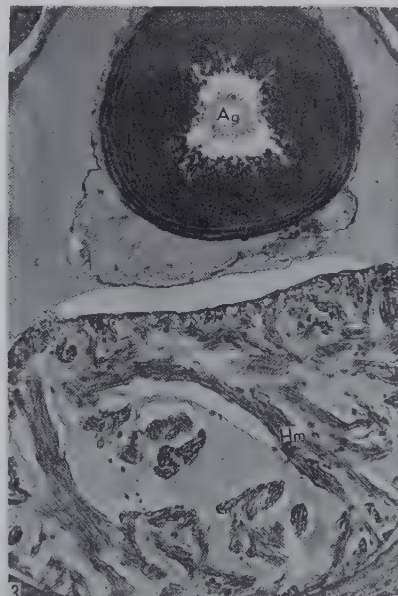


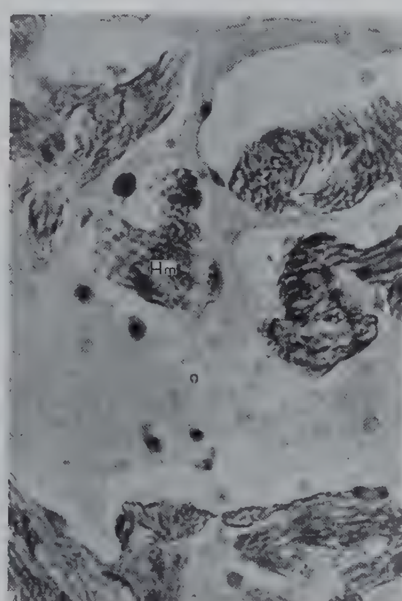




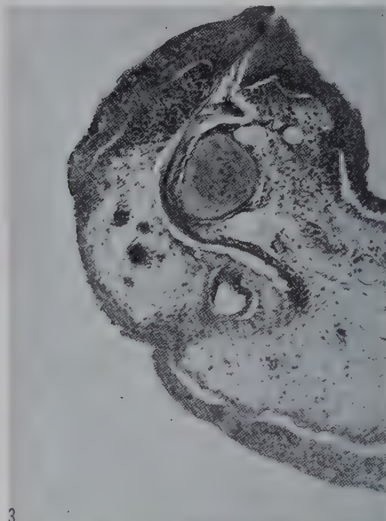

Bc
Ft
Ts
V
Gf
1

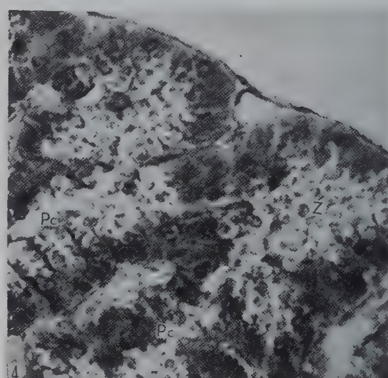

Ts
Ft
V
2

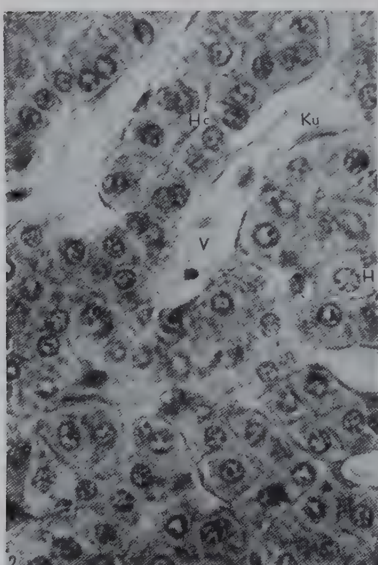

Ag
Hm
3

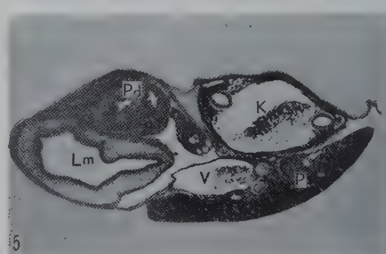

Hm
4

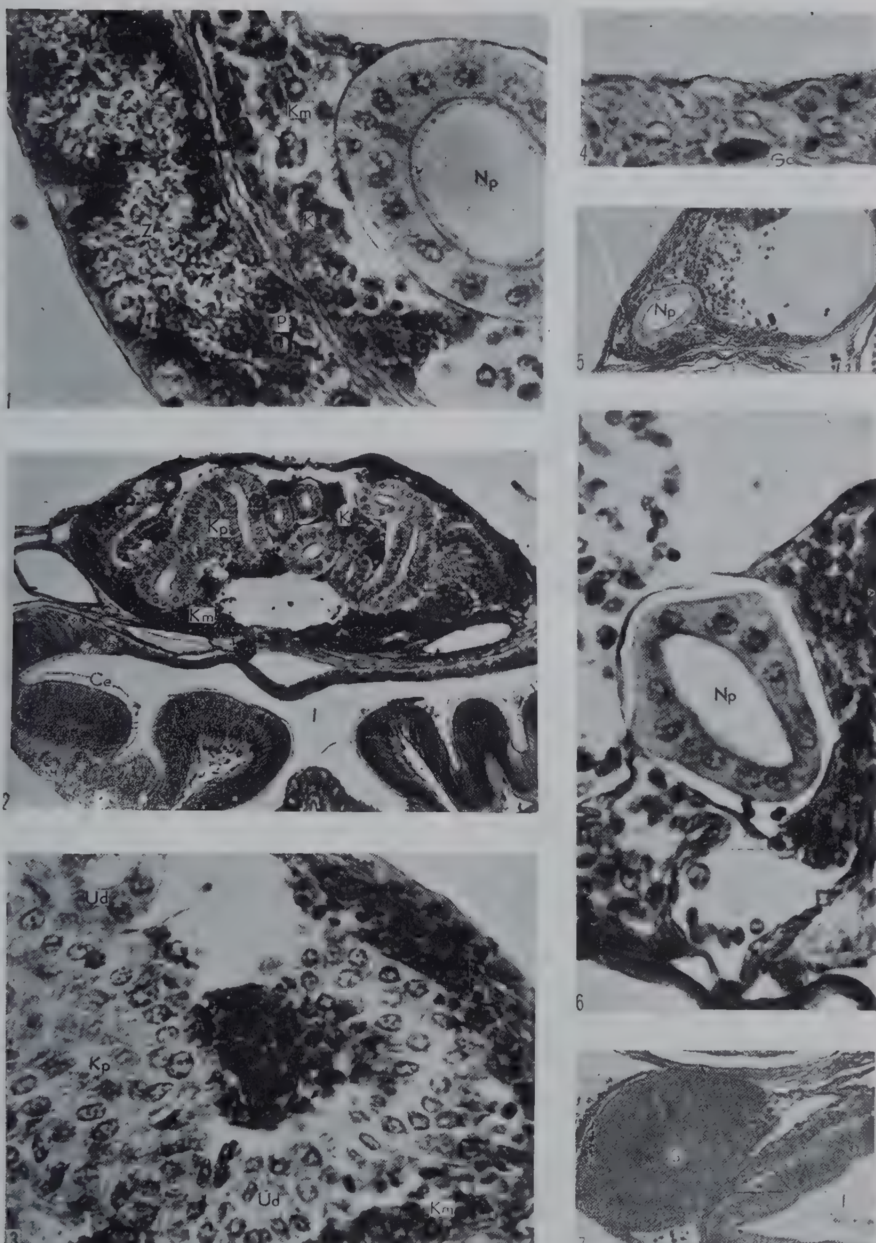

V
Np
Hc
L
V
E

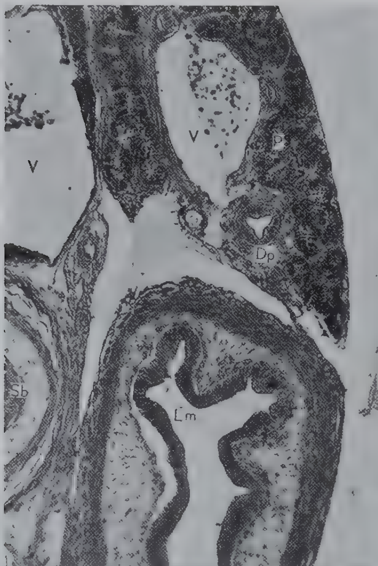


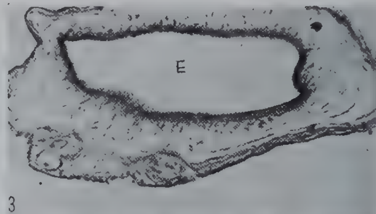

Pc
Z
Pc

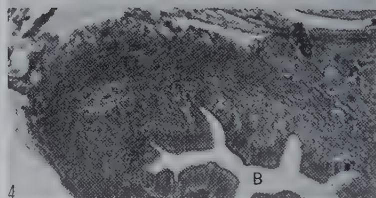

Hc
Ku
V
H


Pd
K
Lm
V
P

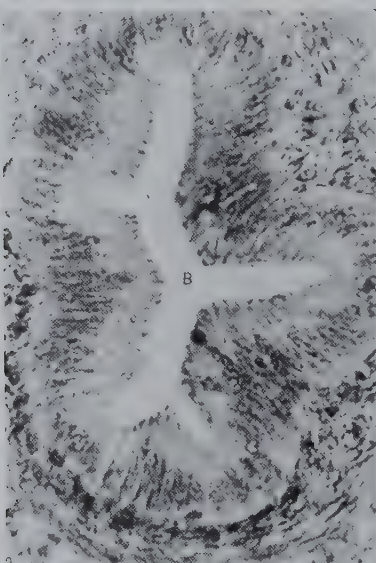

Km
Np
K
Z
Kp
Ce
Ud
1
2
3
4
5
6
7

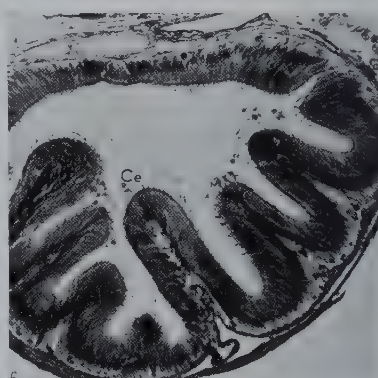

V
V
D
Dp
Sb
Em
1

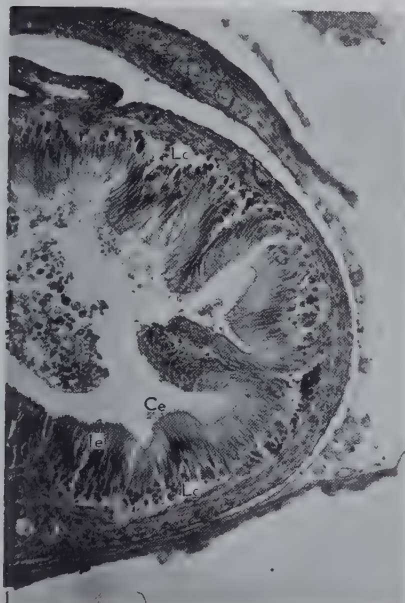

E
3

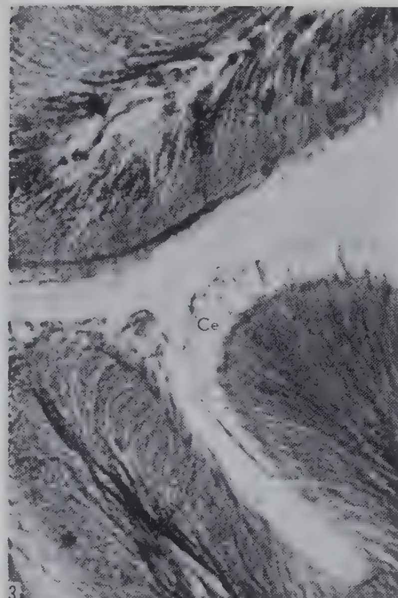

B
4


B
S
5

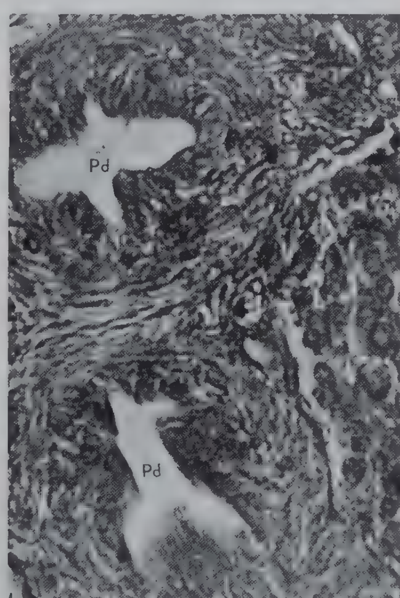

B
2

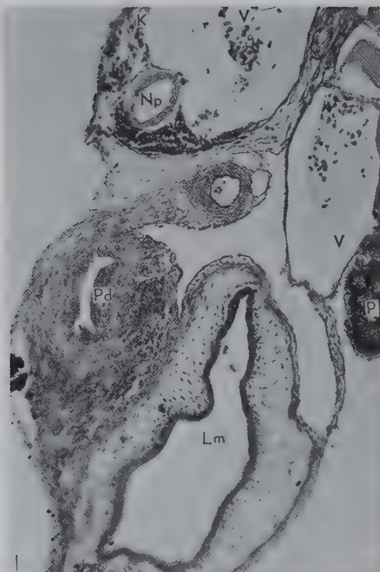

Ce
6

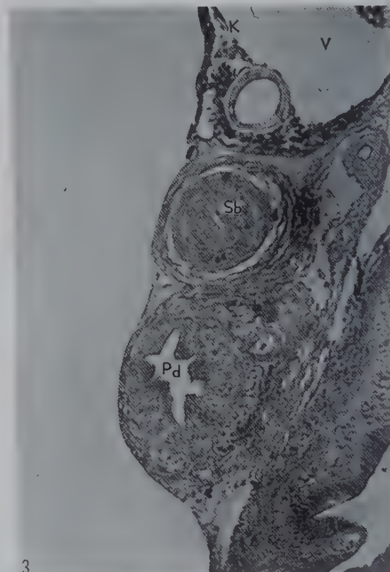

Lc
Ce
le
Lc
1


Ce
3

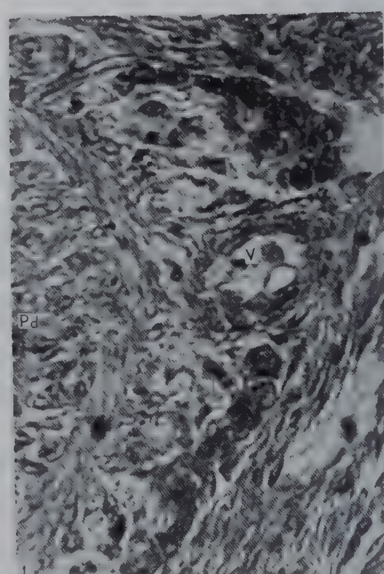

Ce
2


Pd
Pd
4

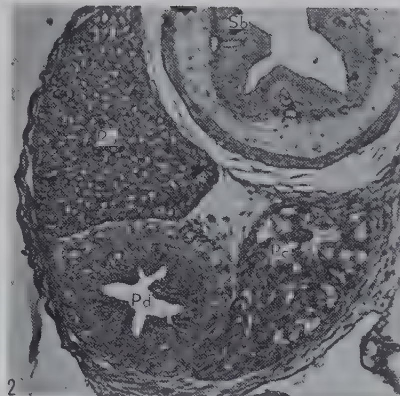

K
V
Np
V
Pd
P
Lm
1

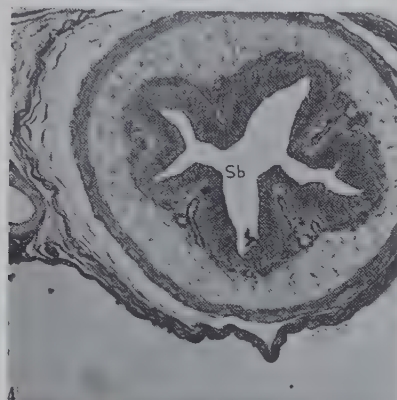

K
V
Sb
Pd
3

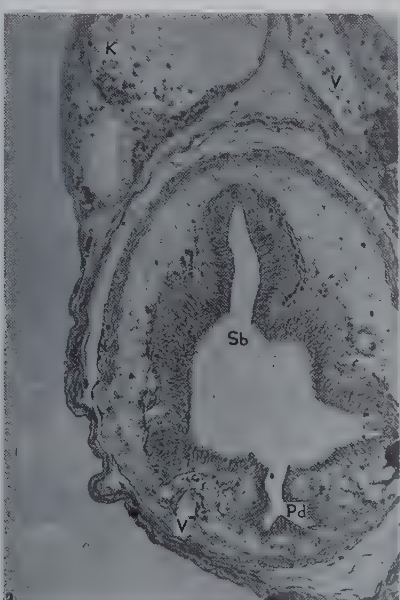

P
Lm
2


V
Pd


K
Sb
Pd
1

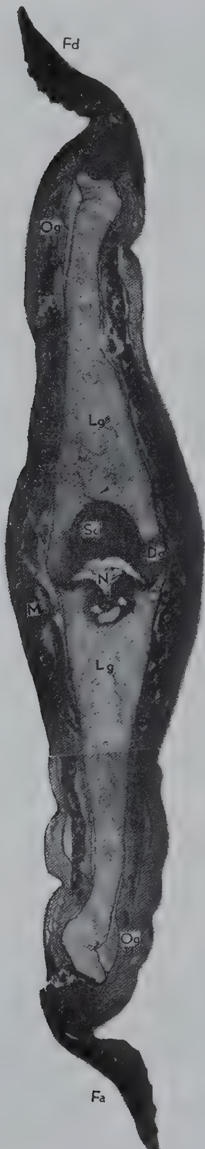

Sb
Pd
2


Sb
4

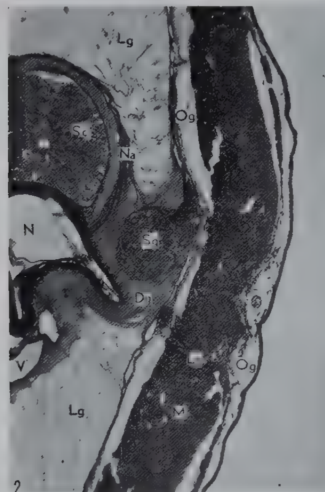

K
V
Sb
V
Pd
3


Et
5

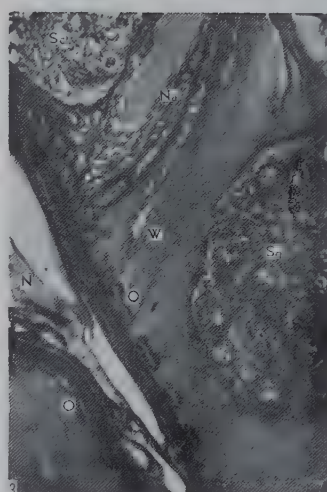
Jour. Fac. Fish., Mie Pref. Univ., Vol. 5, No. 2.



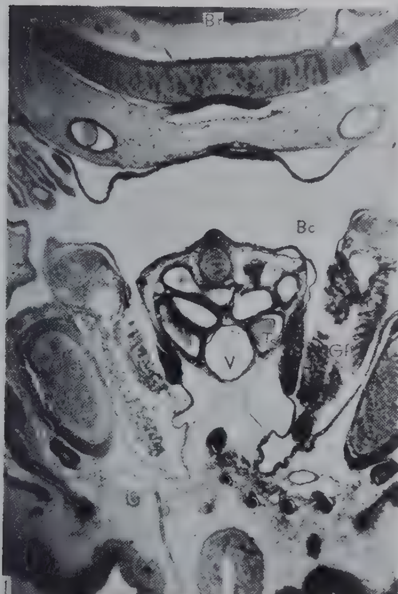
1

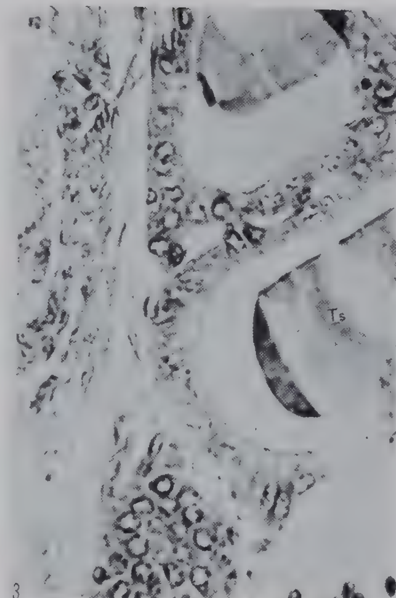


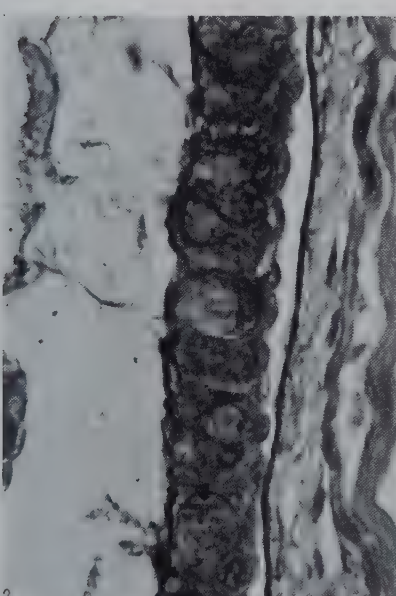
2

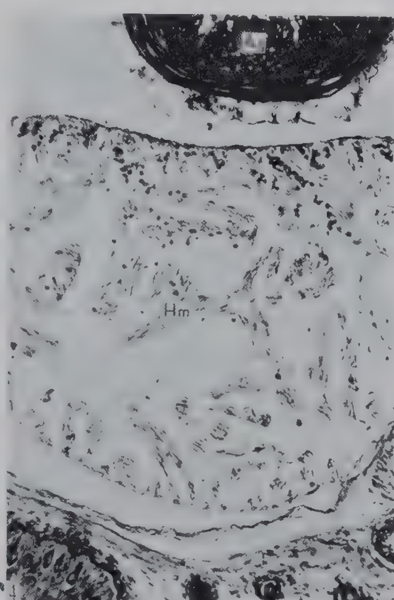


3

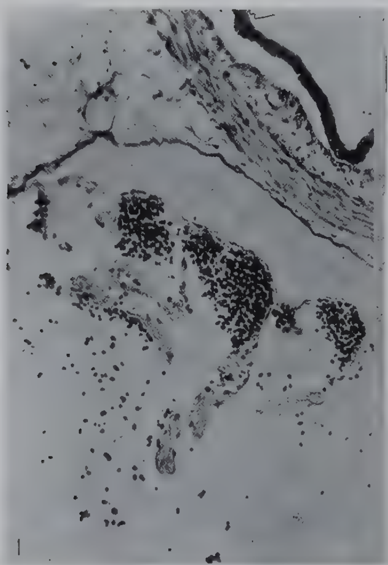

Br
Bc
V
T
Gf
1

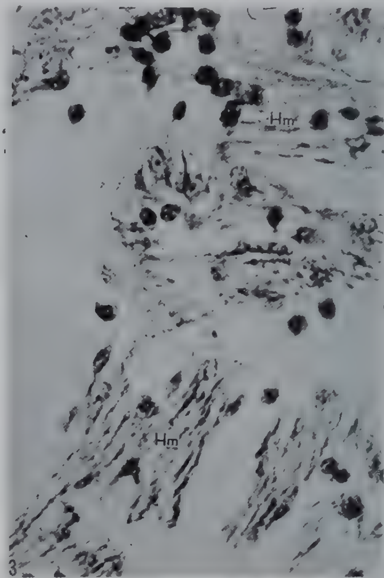

Ts
3


2

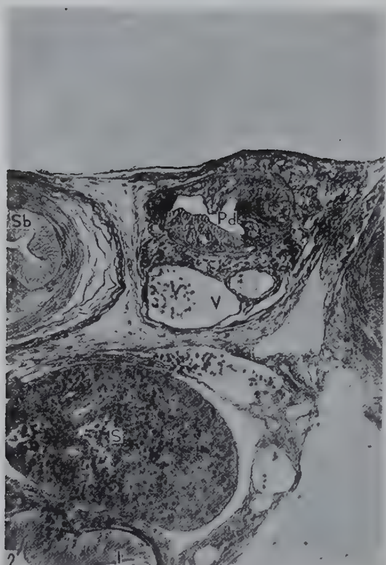

Hm
4

Jour. Fac. Fish., Mie Pref. Univ., Vol. 5, No. 2.

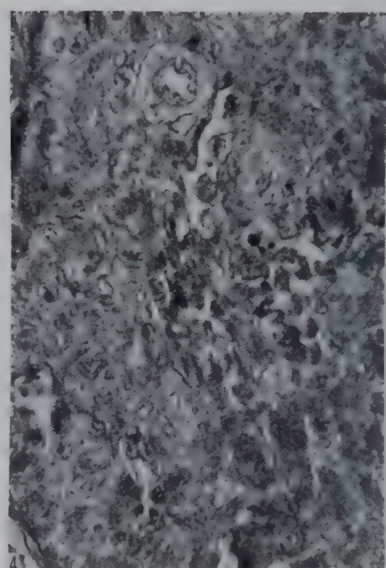

1

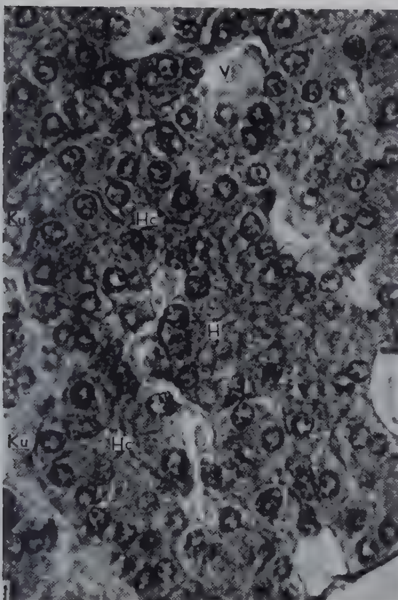


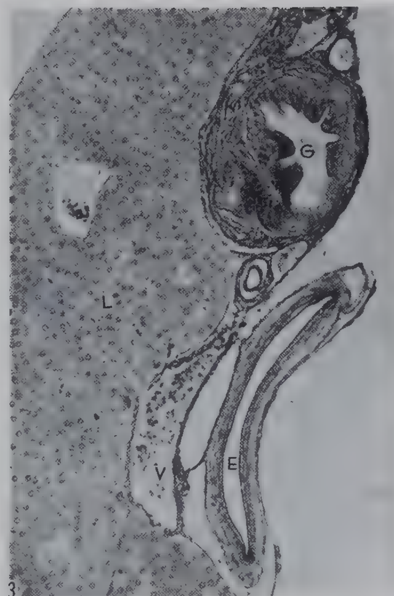
3

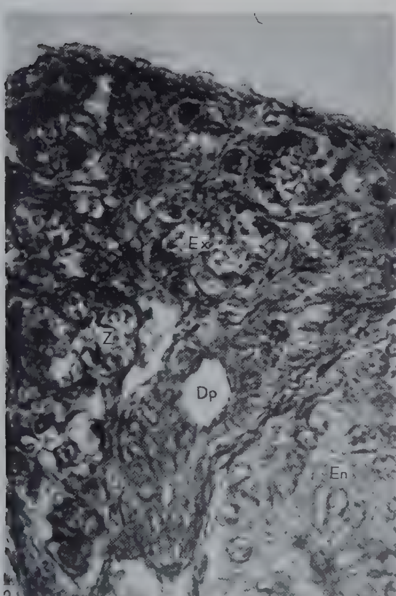


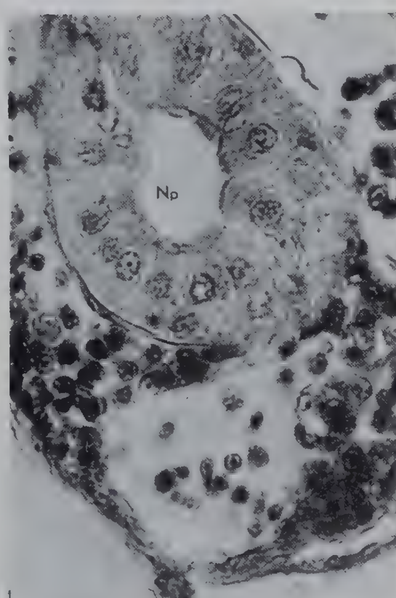
2

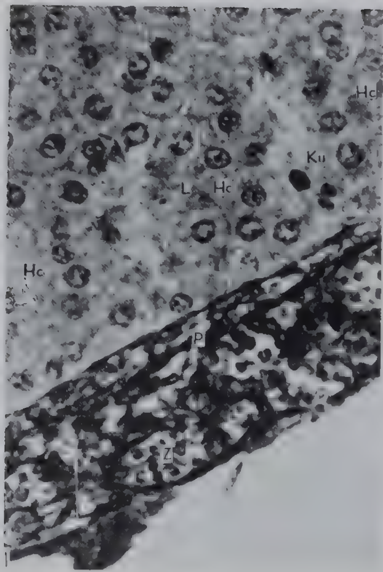

4


V
Ku
Hc
H
Ku
Hc
1

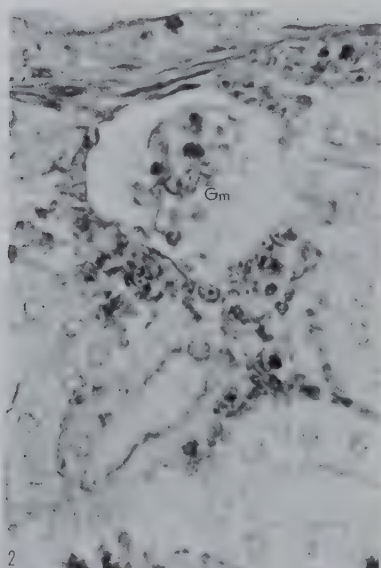

G
L
V
E
3

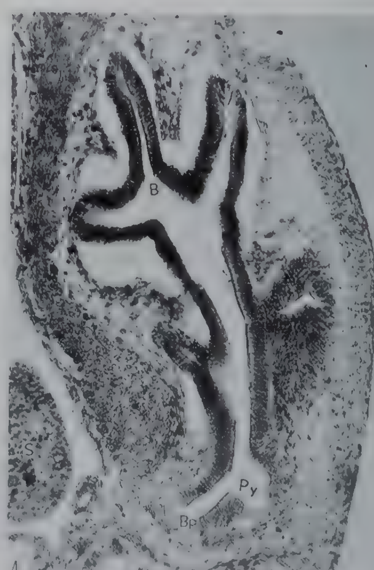

Ex
Z
Dp
En
2


Np
4


Hc
Ku
L
Hc
Hc
P
Z
1

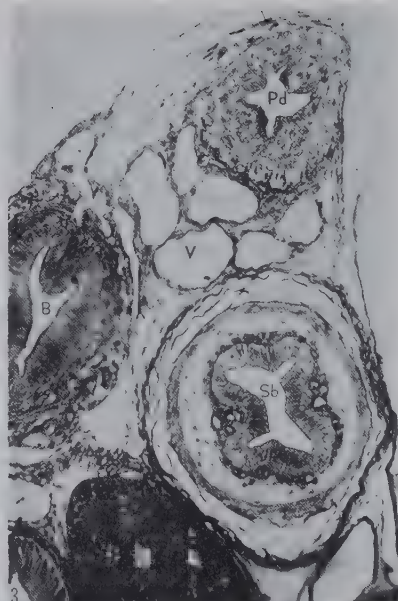

B
Py
Bp
Gb
D
3


Gm
2


B
S
Py
Bp
4

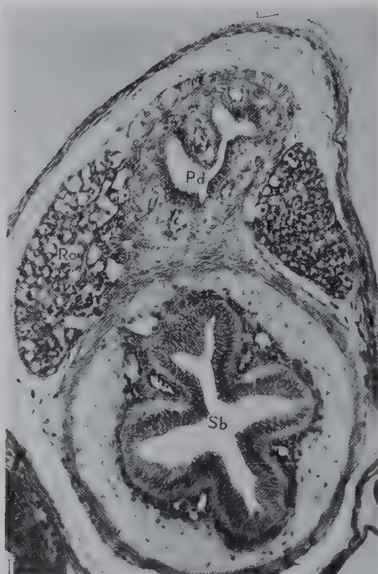

L
C
B
1

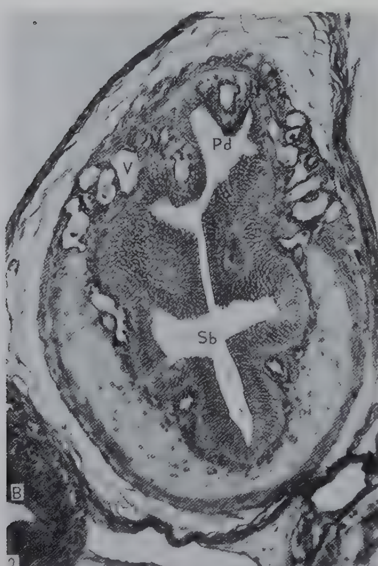

Ce
2

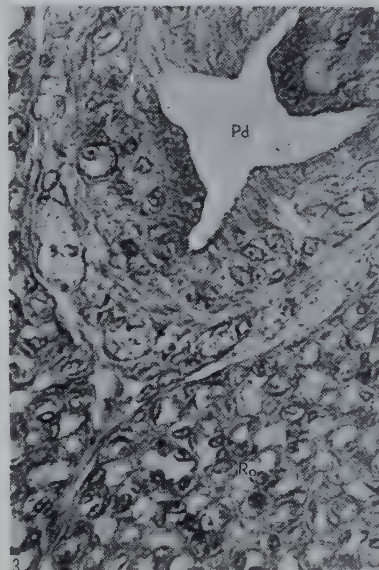

Pd
V
B
Sb
3

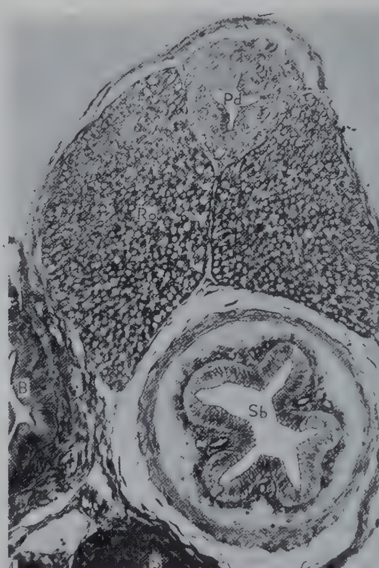

Pd
B
Sb
S
4

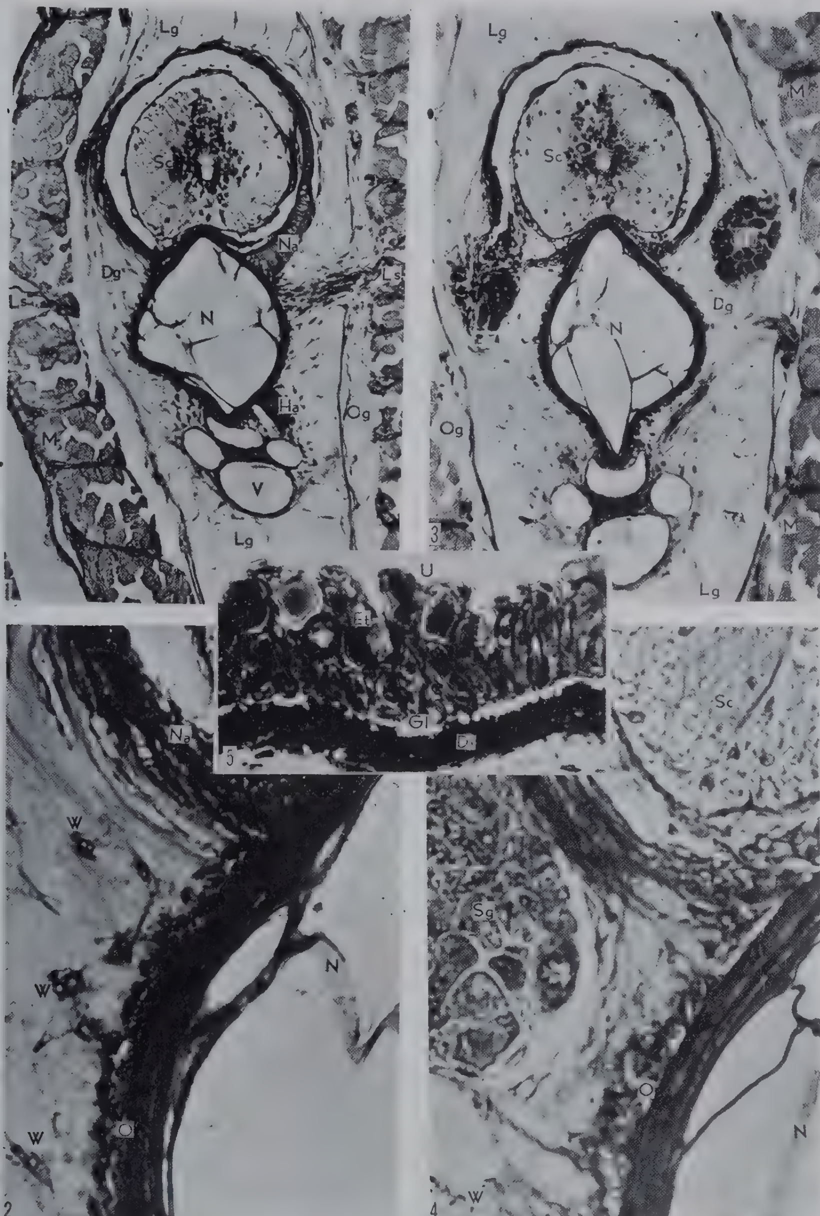
Jour. Fac. Fish., Mie Pref. Univ., Vol. 5, No. 2.



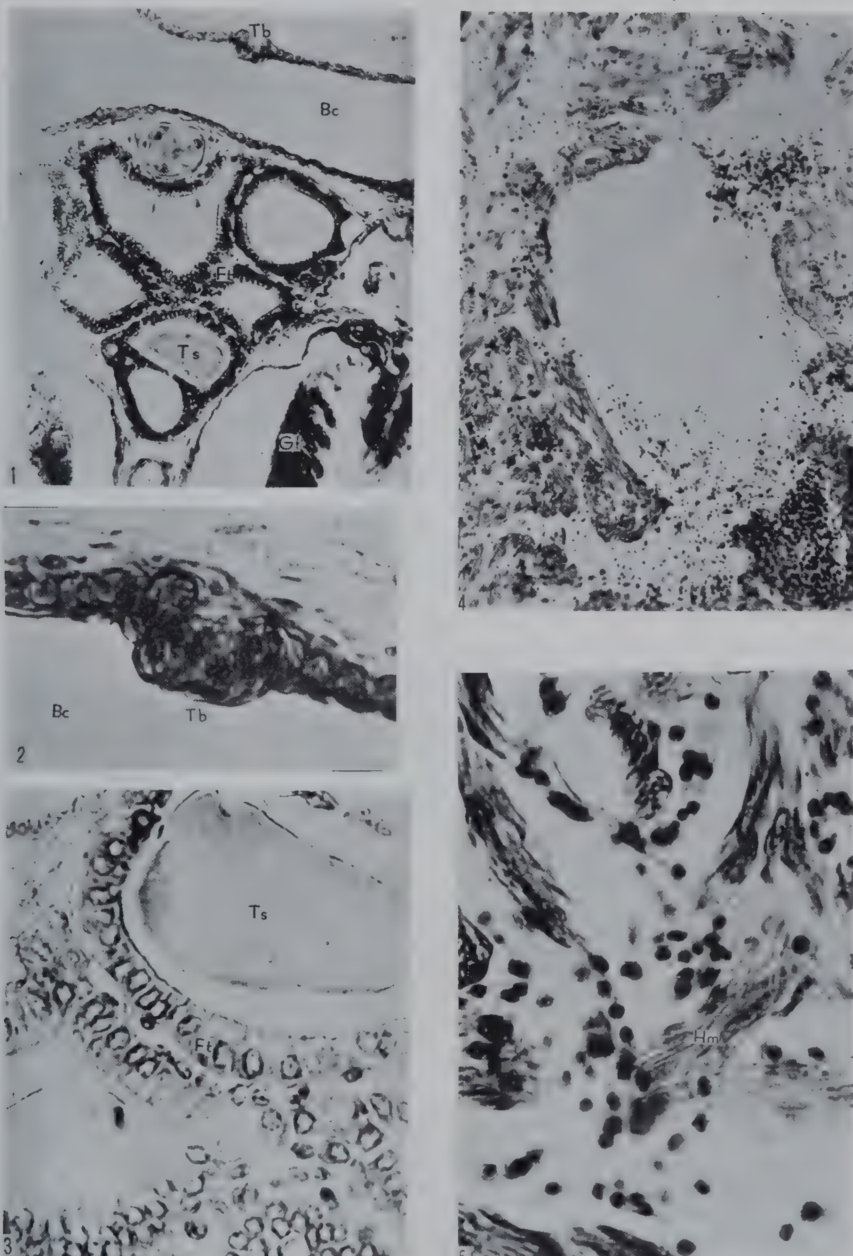


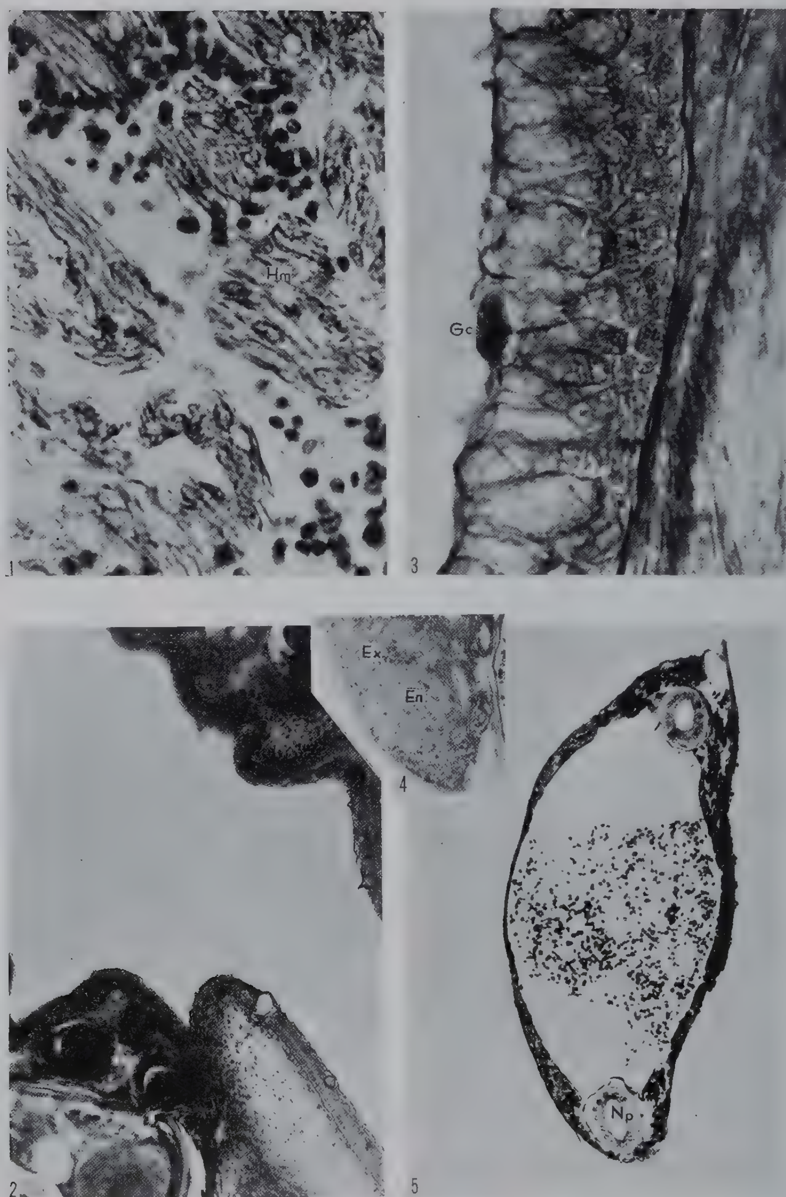


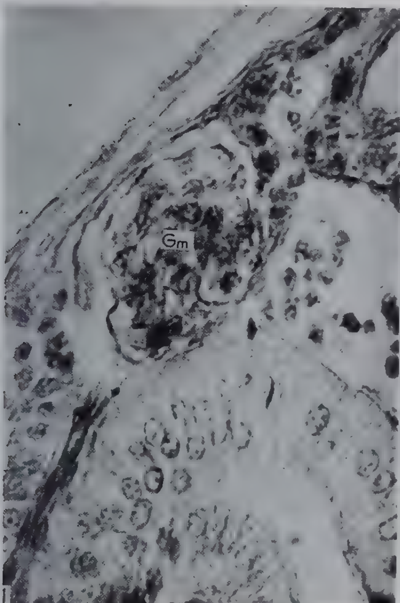


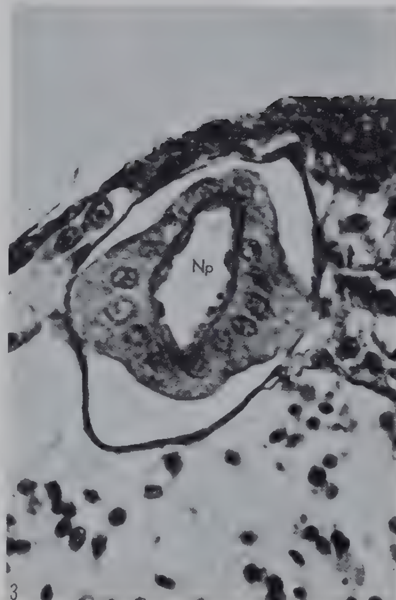

Lg
Sc
Na
Dg
Ls
N
Ha
Og
M
V
1
3
U
Et
Gl
D
5
W
O
2
Sg
4


1
K
E
L
3
P
Sb
B
Pd
2
K
En
P
S
Bp
B
4
Sb
Rp
Pd

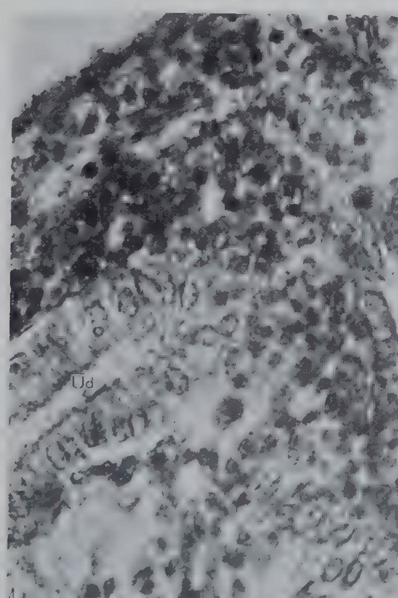

Tb
Bc
Ft
Ts
Gl
1
Bc
Tb
2
Ts
Ft
3
4
Hm
5

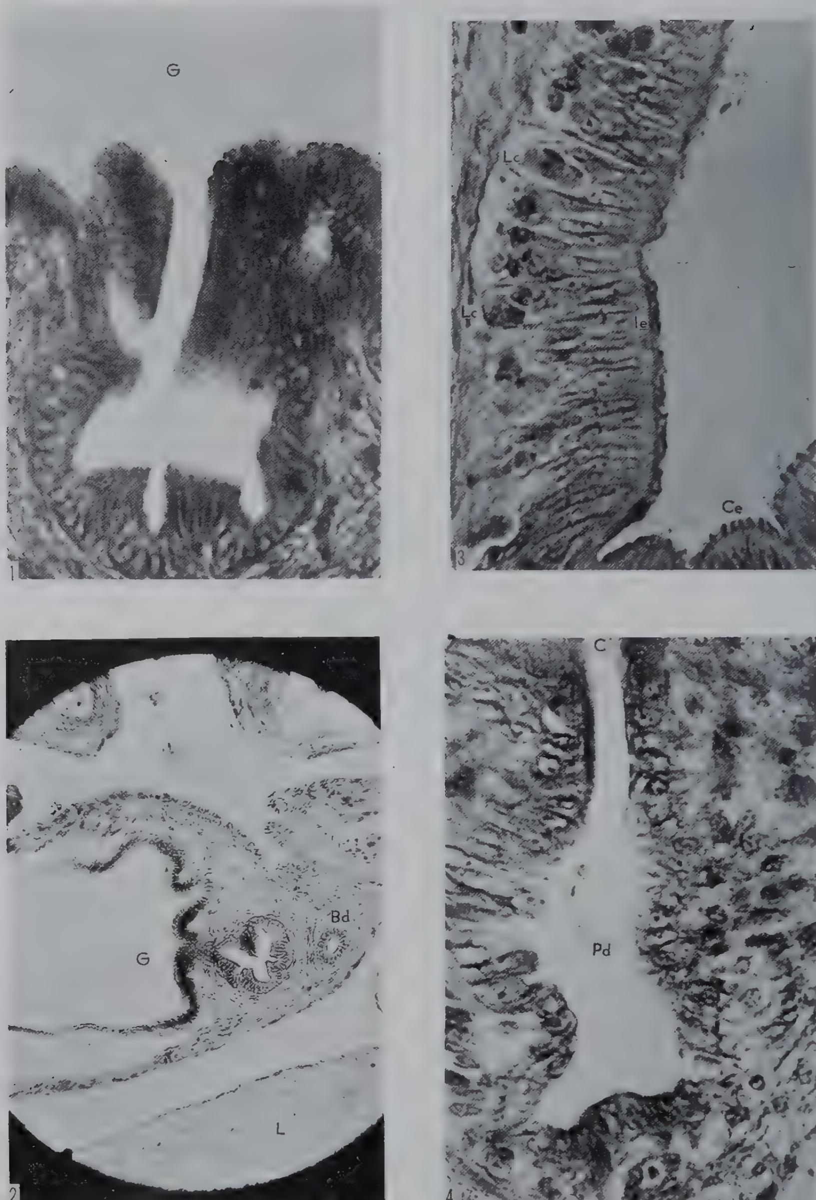

Hm
1
Gc
3
Ex
En
4
2
Np
5

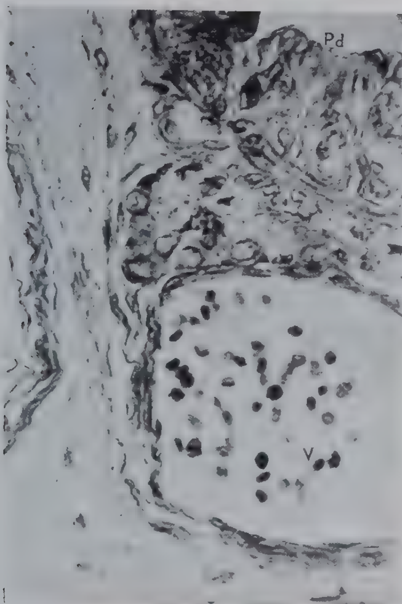

Gm
1

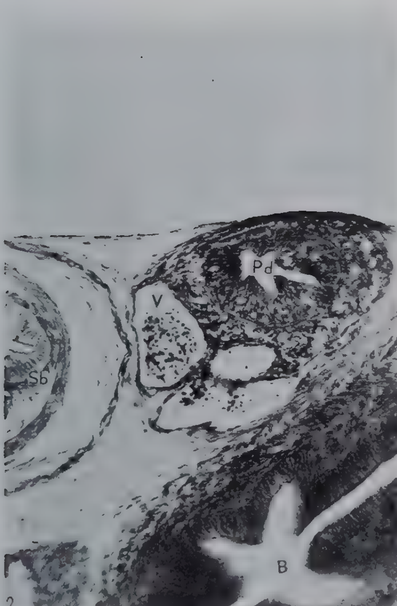

Np
3

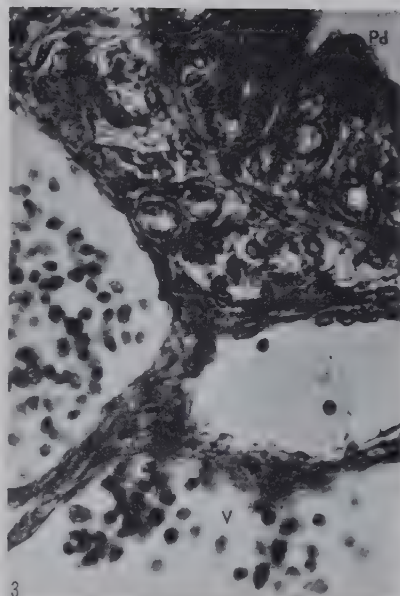

Ud
2

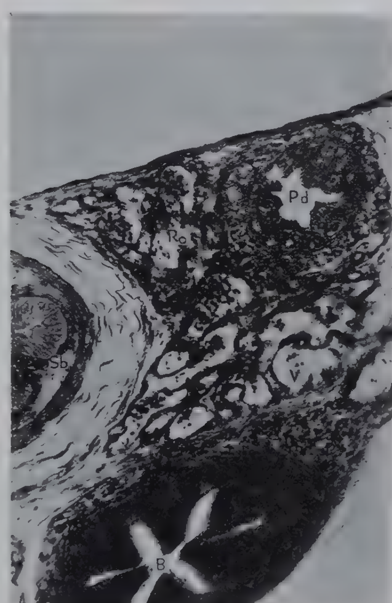

Ud
4

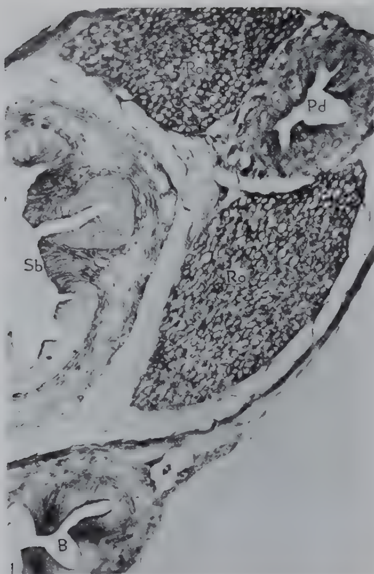

G
1
Lc
Lc
le
Ce
3
Bd
G
L
2
C
Pd
4

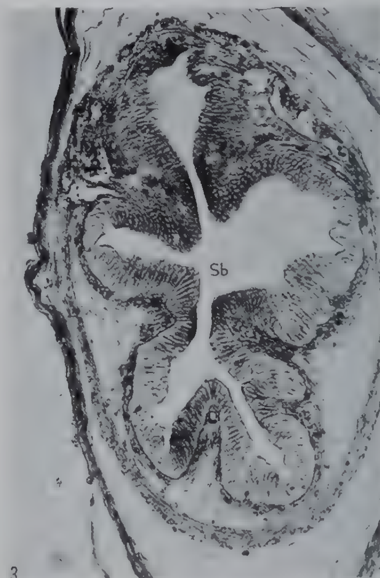

Pd
V
1

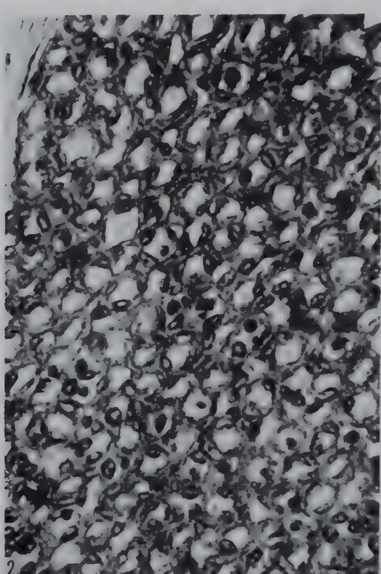

Pd
V
Sb
B
2

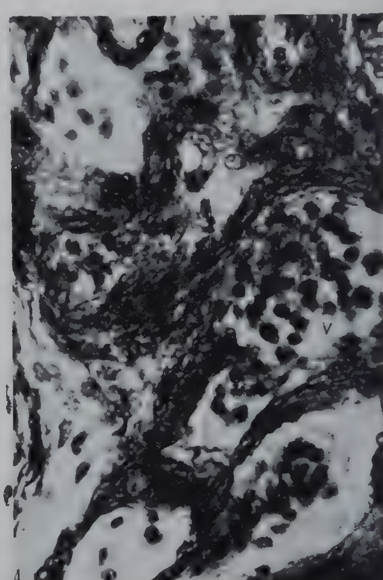

Pd
V
3

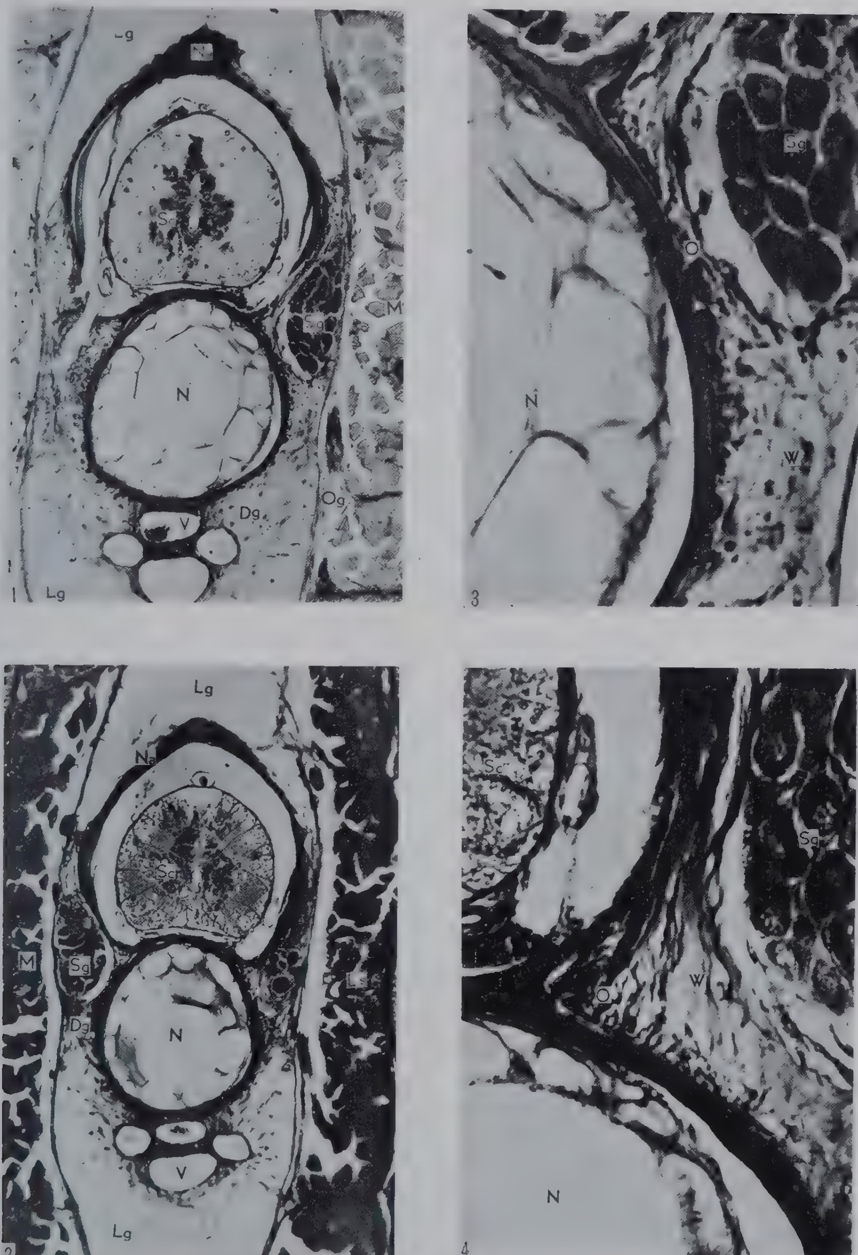

Pd
Ro
Sb
V
B
4

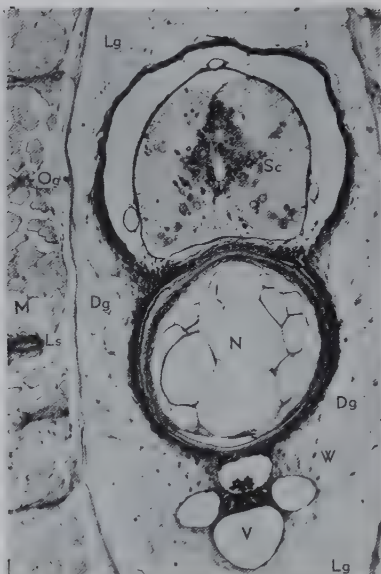

Ro
Pd
Sb
Ro
B
1

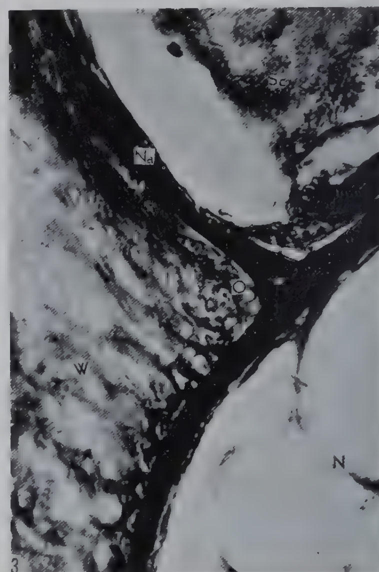

Sb
3


2

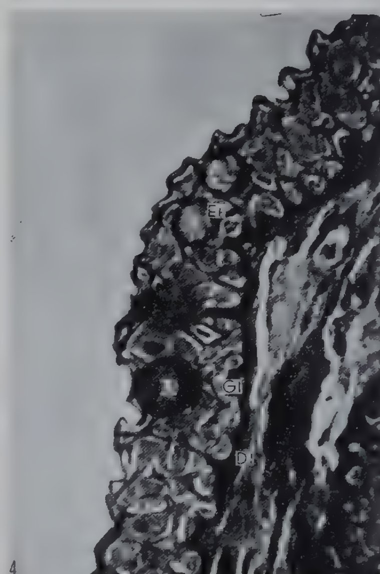

V
4


1
Lg
Na
Sc
Sg
M
N
Og
Dg
V
Lg
3
Sg
O
N
W
2
Lg
Na
Sc
M
Sg
Dg
N
V
Lg
4
Sc
Sg
O
W
N

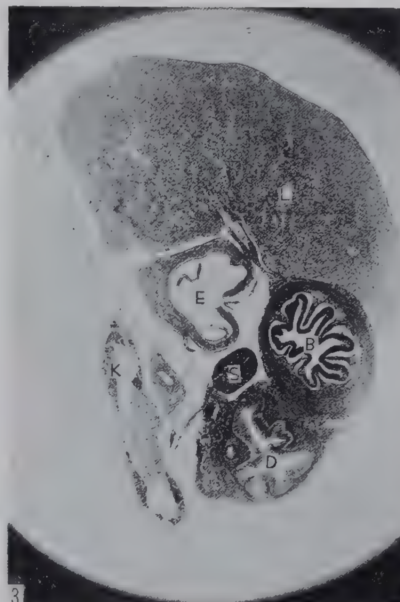

Lg
Og
Sc
M
Dg
Ls
N
Dg
W
V
Lg
1


Sc
Na
O
W
N
3


U
M
Sc
N
U
Et
M
2

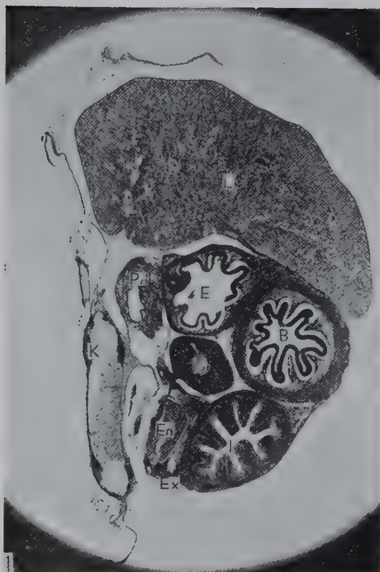

Et
Gl
4

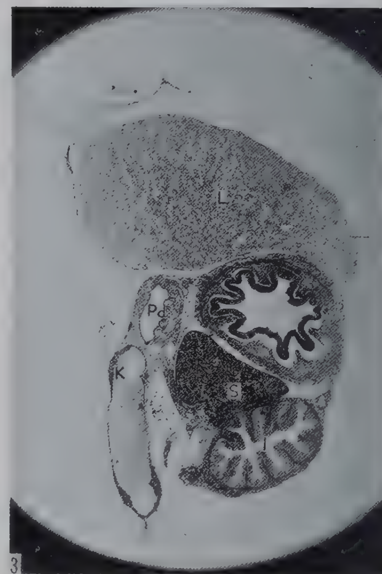

L
E
K
G
1


L
E
B
K
S
D
3


L
E
B
K
S
Py
D
2


L
Pd
E
B
K
S
En
D
Ex
4


E
B
K
En
I
Ex
1


L
Pd
K
S
I
3

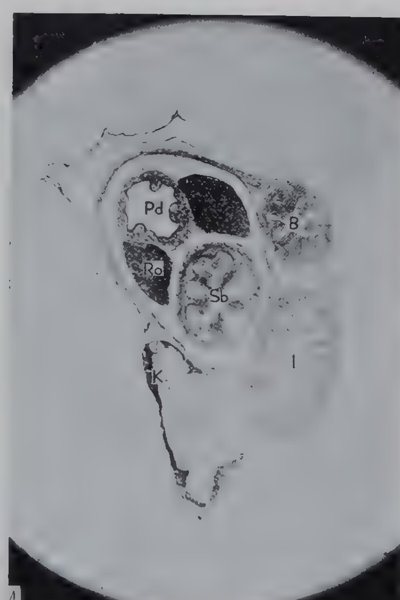

L
Pd
E
B
K
S
Ex
En
I
2

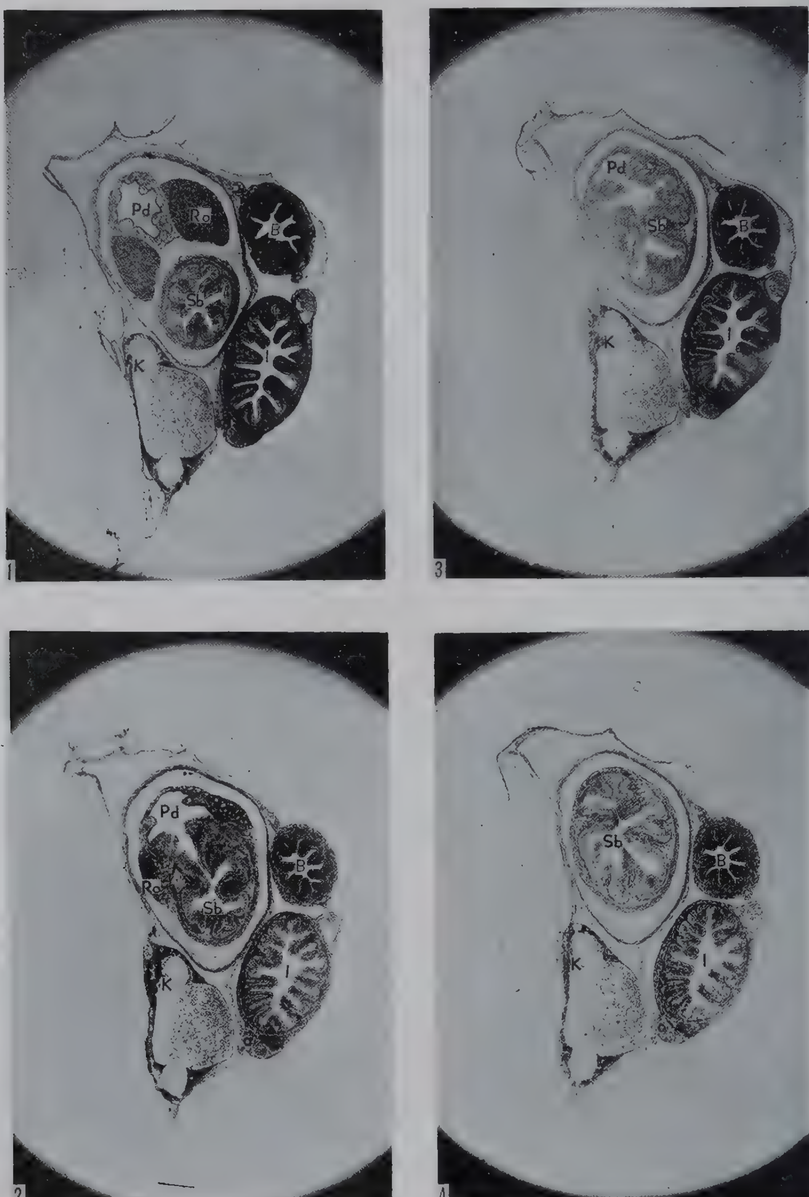

L
Pd
B
Sb
K
I
4

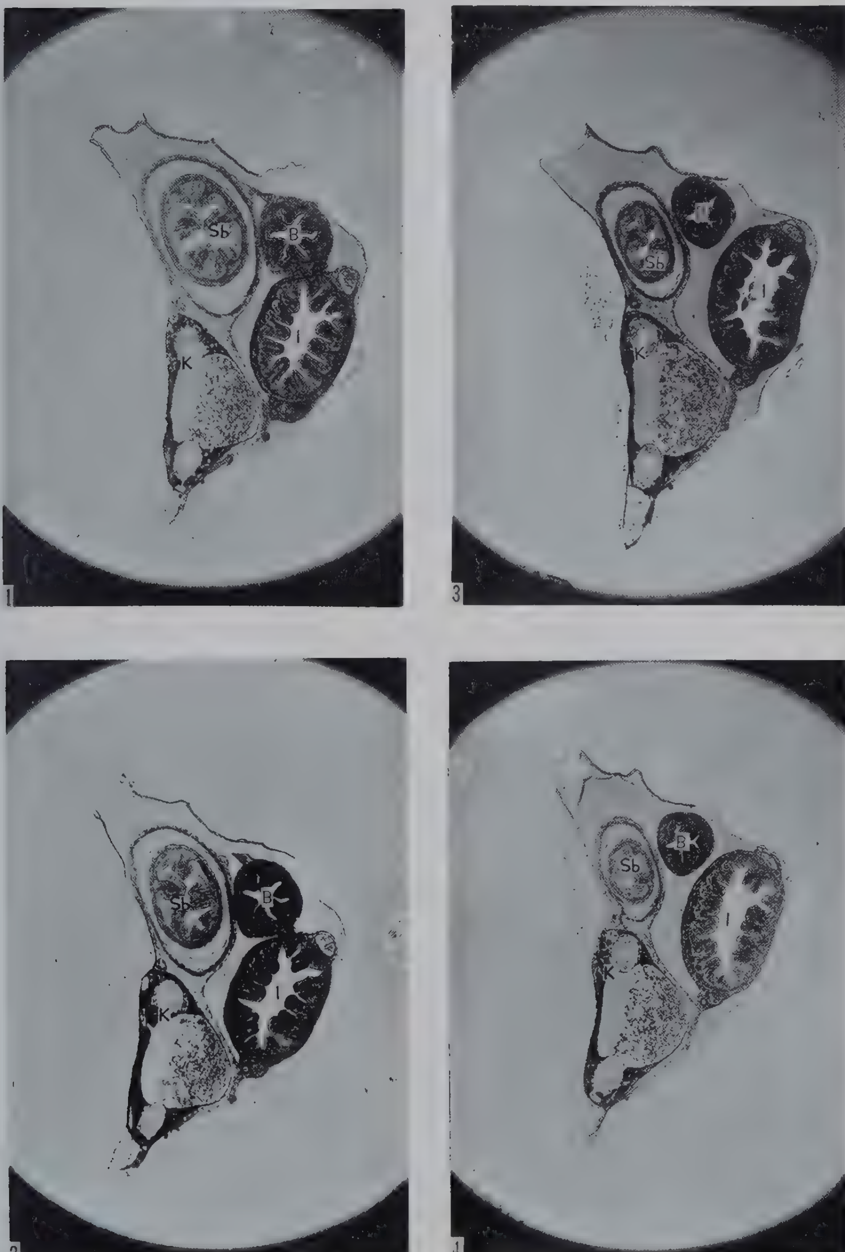

Pd
B
Sb
K
D
1


Pd
Ro
B
Sb
K
I
2

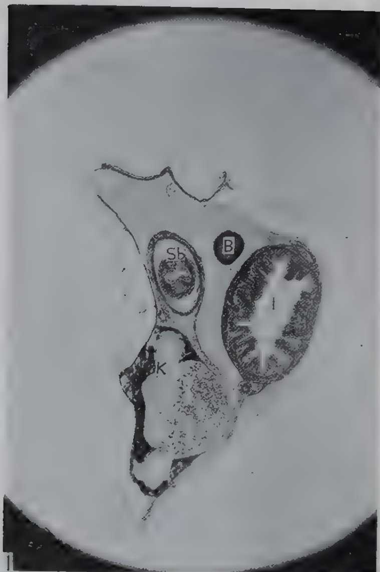

Pd
Ro
B
Sb
K
I
3

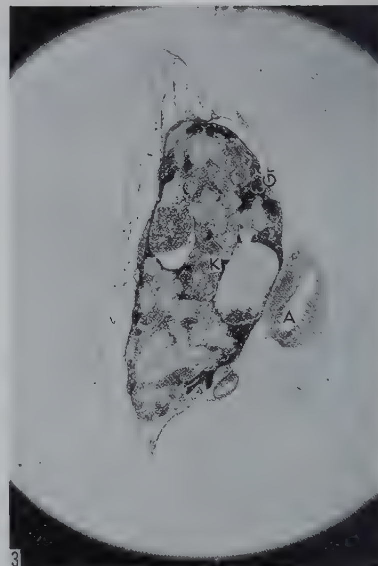

Pd
B
Ro
Sb
K
I
4


Pd
Ro
B
Sb
K
I
1
Pd
Sb
B
K
I
3
Pd
B
Ro
Sb
K
I
2
Sb
B
K
I
4

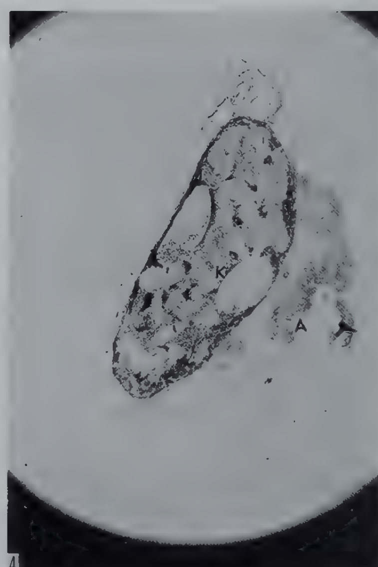

Sb
B
I
K
1
Sb
I
K
3
Sb
B
I
K
2
Sb
B
I
K
4

Jour. Fac. Fish., Mie Pref. Univ., Vol. 5, No. 2.

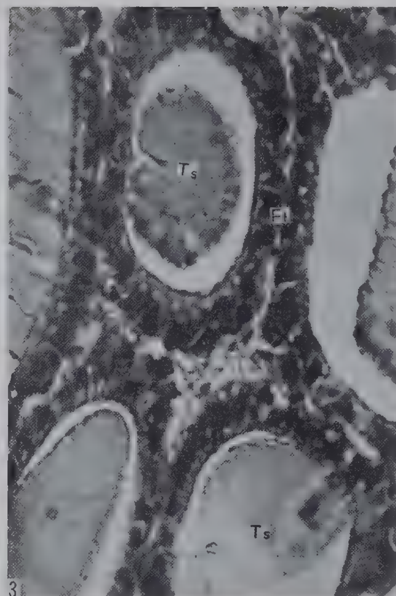




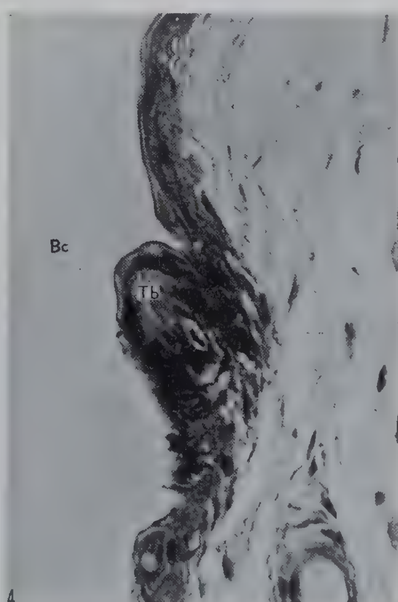




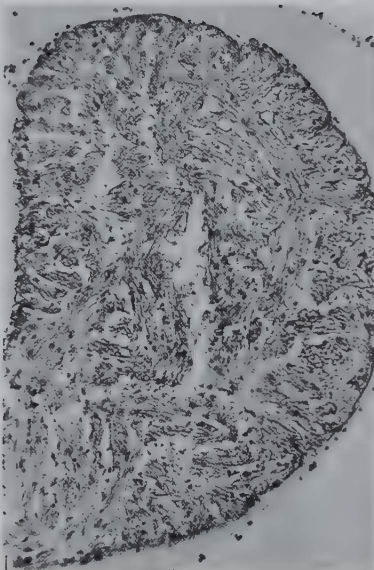

Br
Bc
Ts
Ft
Gf
Gf
Bc
1

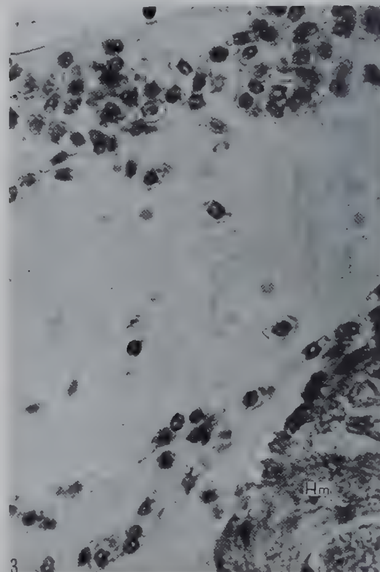

Ts
Ft
Ts
3

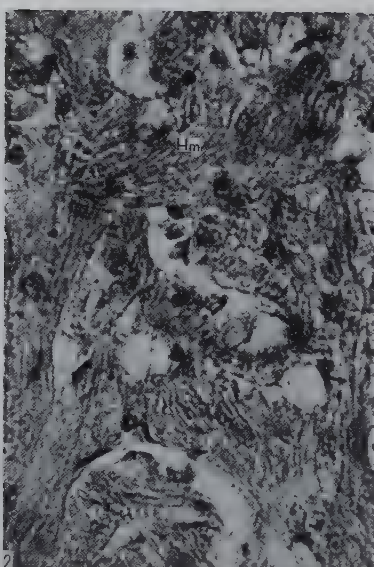

Ts
Bc
Ts
V
Gf
Tb
2

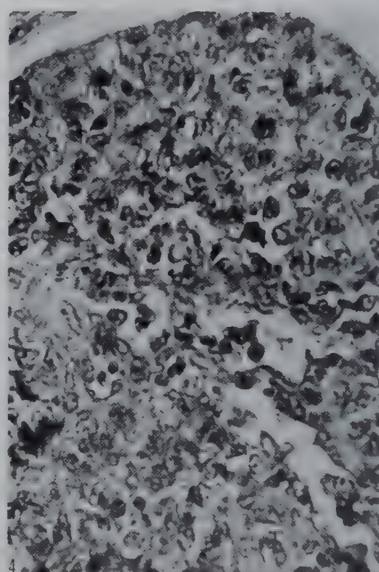

Bc
Tb
4

Jour. Fac. Fish., Mie Pref. Univ., Vol. 5, No. 2.

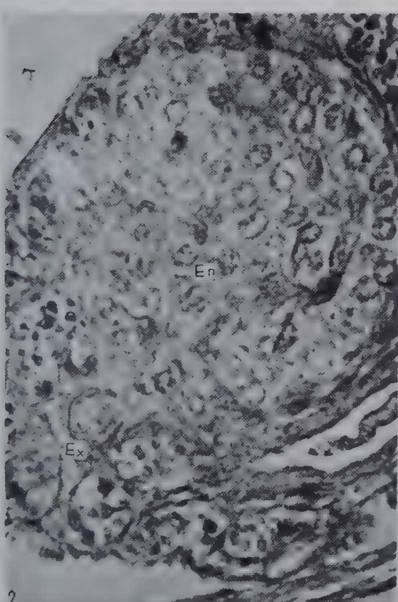


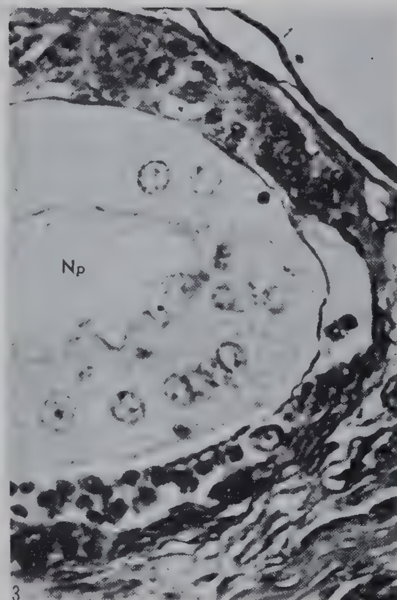


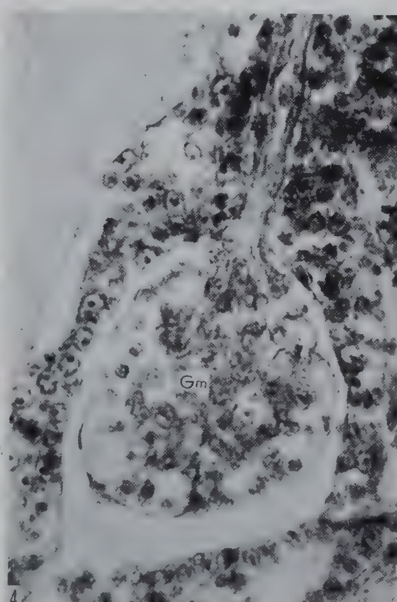


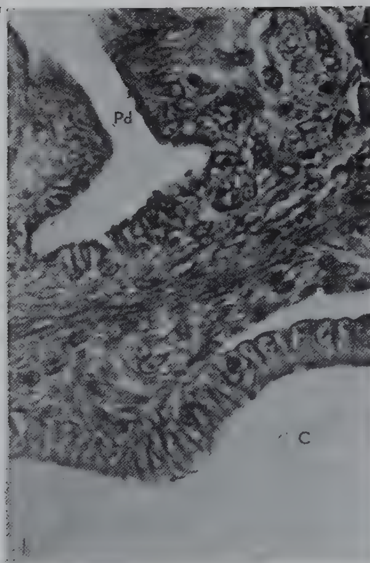


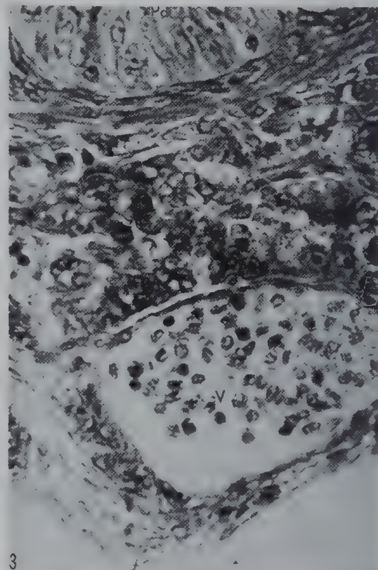

Gc
Gc
1


En
Ex
2


Np
3

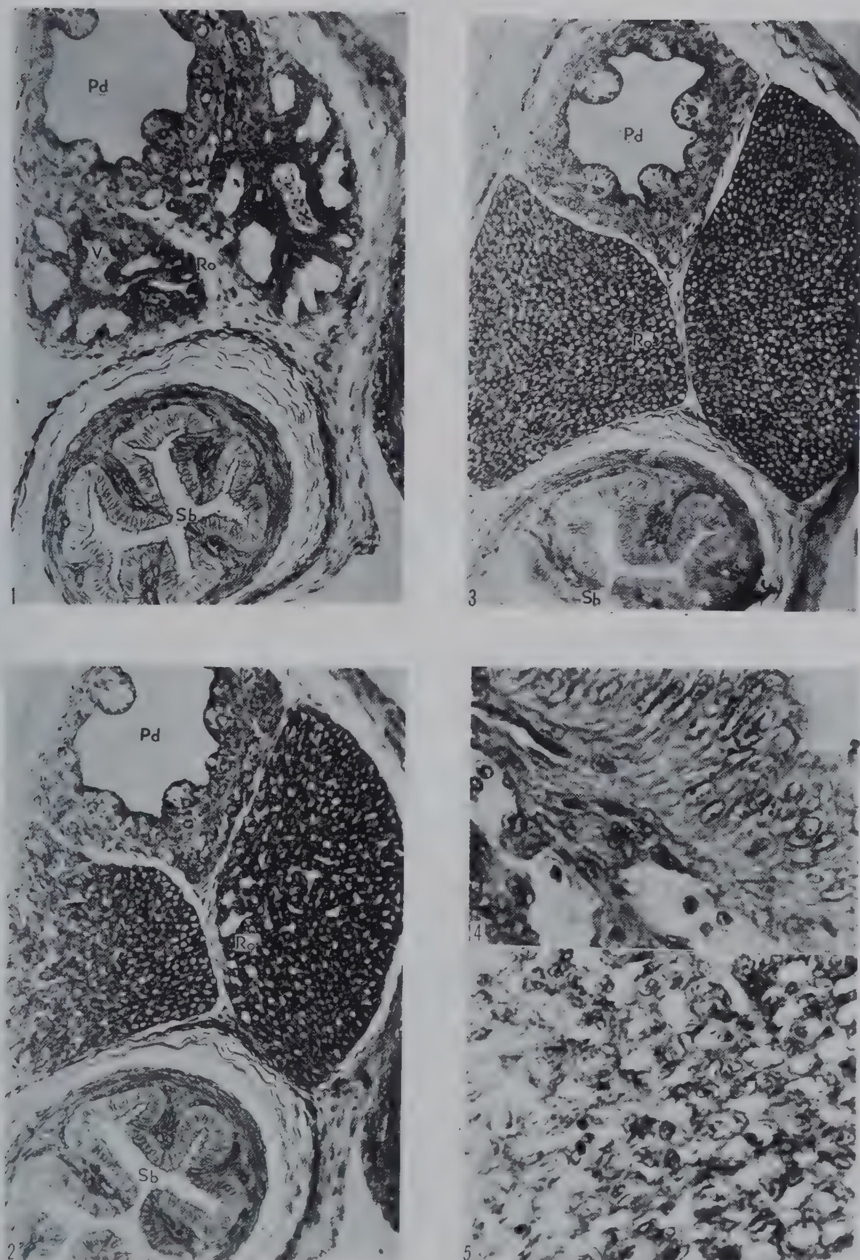

Gm
4

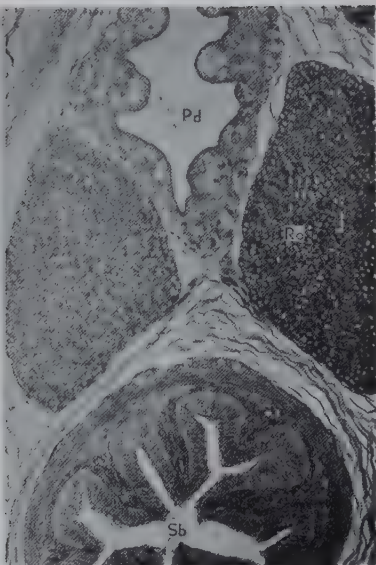

Pd
C
1

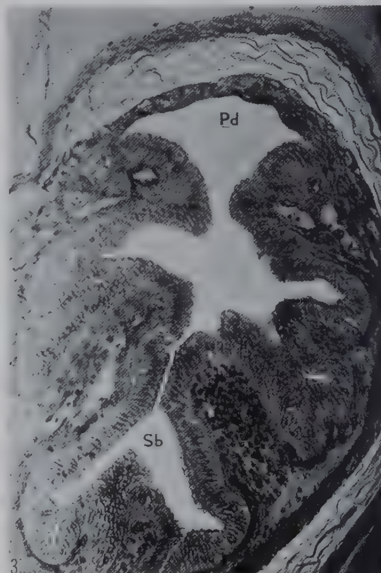

V
3


B
E
2


Pd
V
K
Np
Sb
4


Pd
V
Ro
Sb
1
Pd
Ro
Sb
3
Pd
Ro
Sb
2
4
5

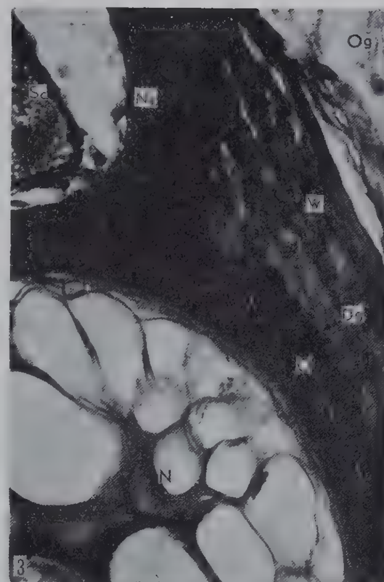

Pd
Ro
Sb


Pd
Sb
3


Pd
Ro
Sb
2

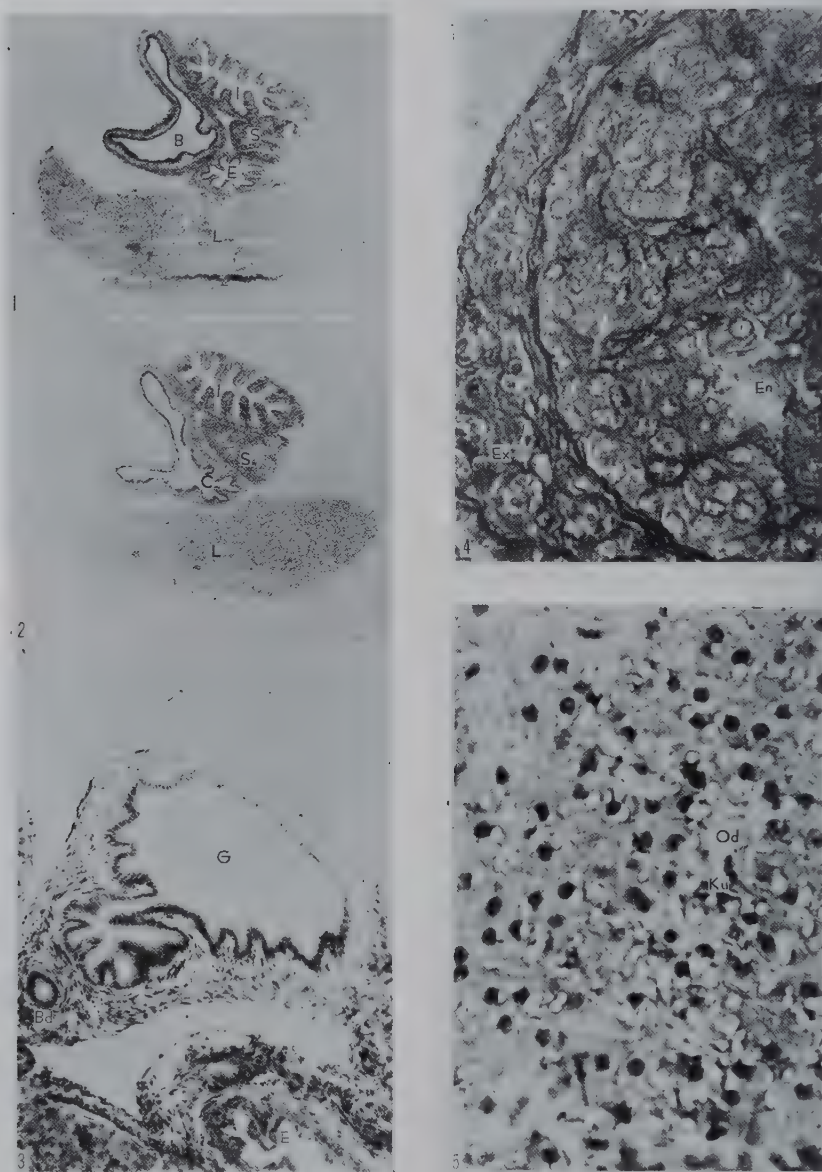

Sb
4

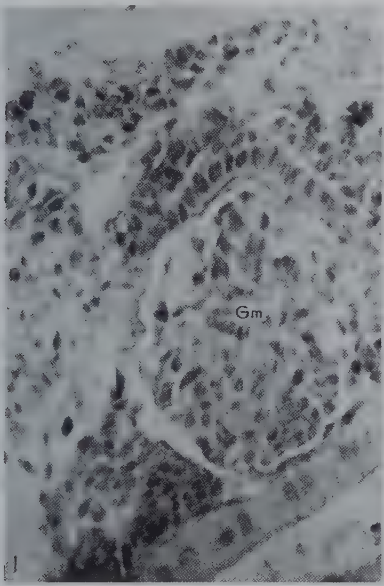

N
V
Dg
Lg
1

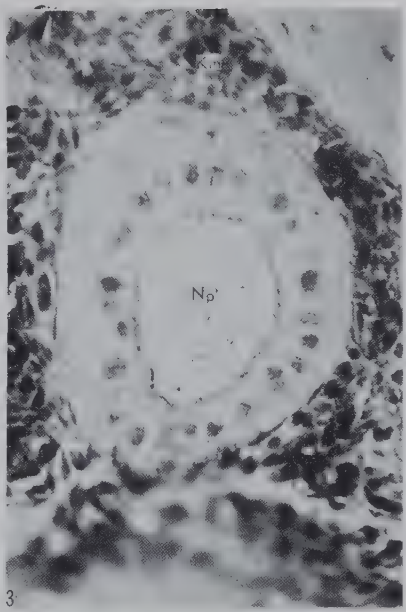

Og
Sc
W
N
3

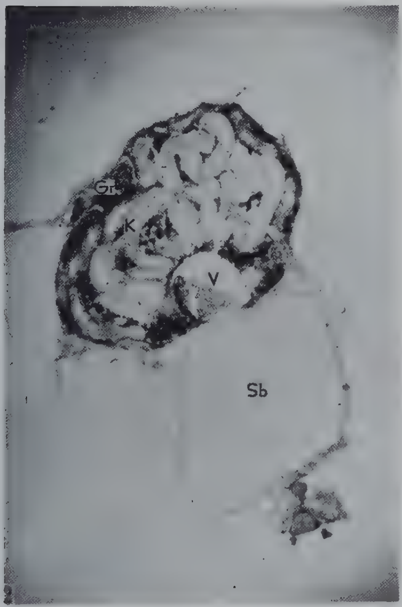

Na
Sc
Og
Et
Ls
N
M
Ha
V
2

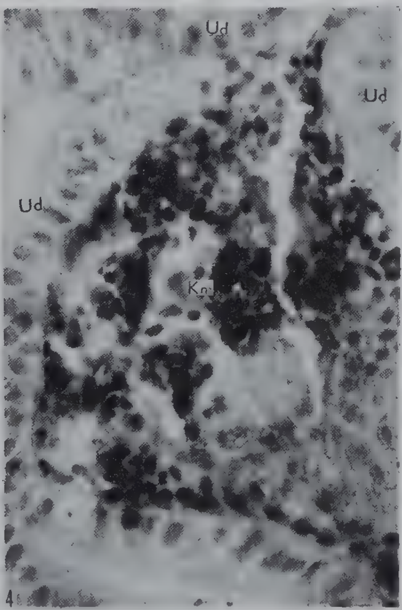

U
Et
U
G
4

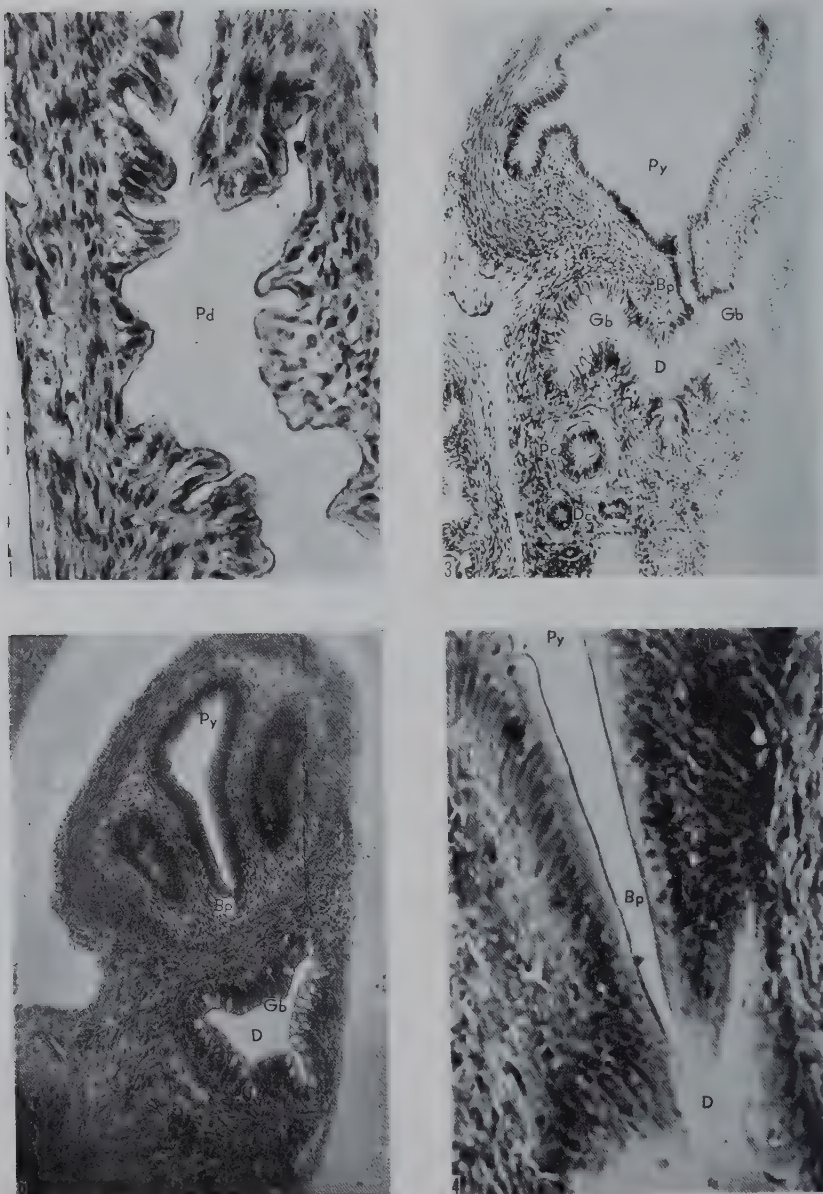

1
B
I
S
E
L
2
I
S
C
L
3
G
Bd
E
4
En
Ex
5
Od
Ku

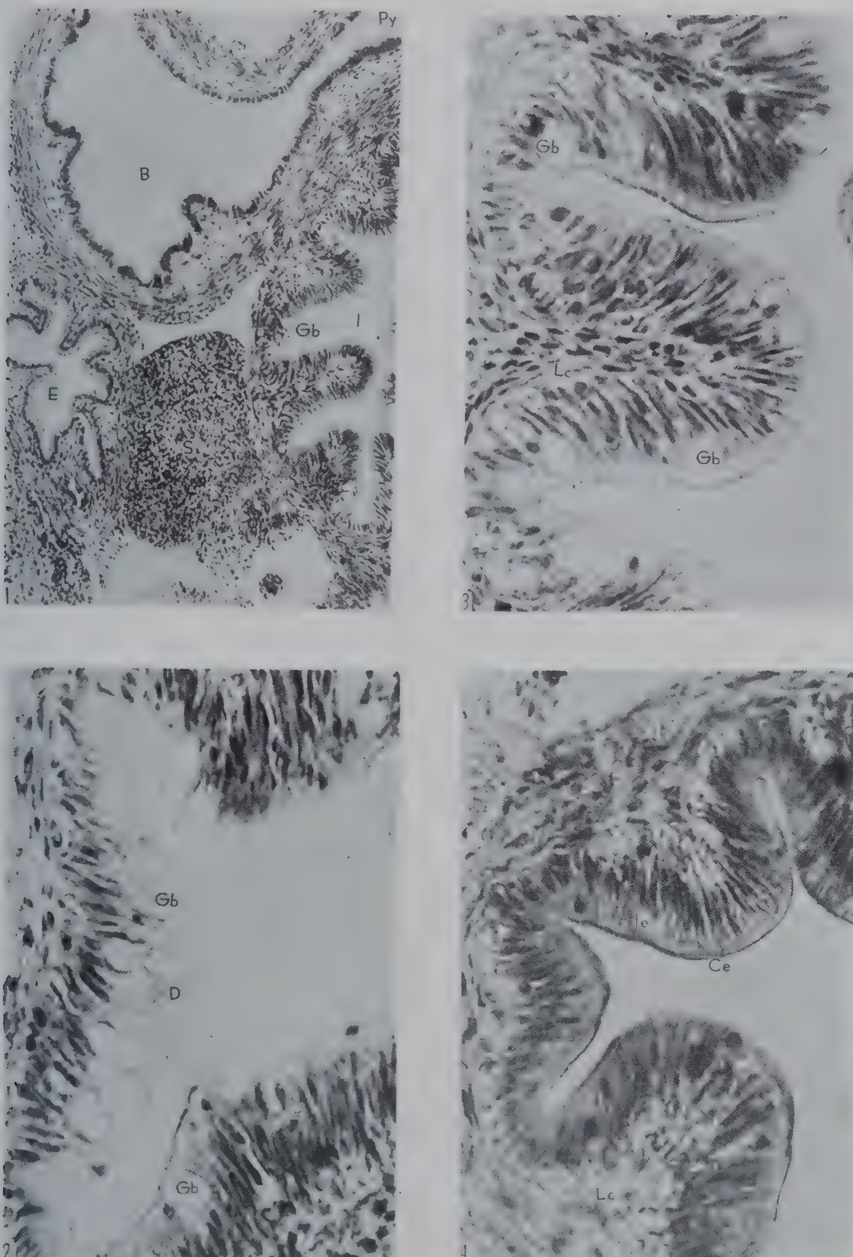

Gm

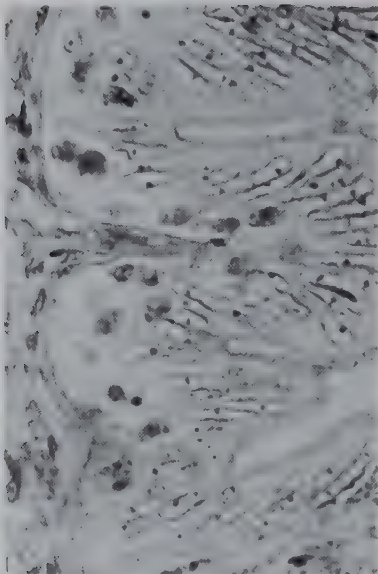

Np'

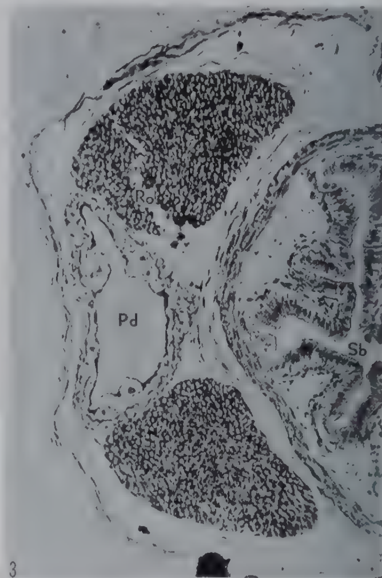

Gr
K
V
Sb

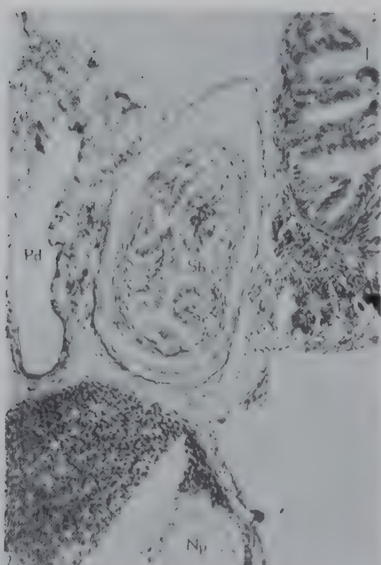

Ud
Ud
Ud
Kn

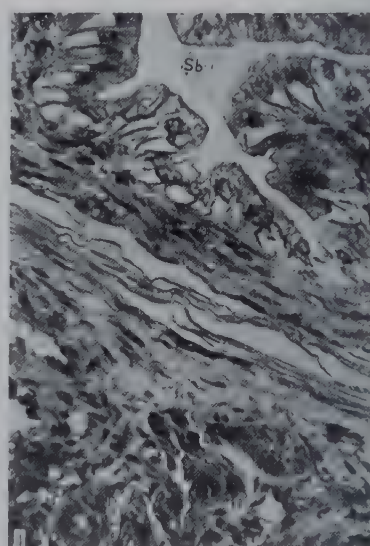

Pd
1
Py
Bp
Gb
Gb
D
Pc
Dc
3
Py
Bp
Gb
D
Py
Bp
D

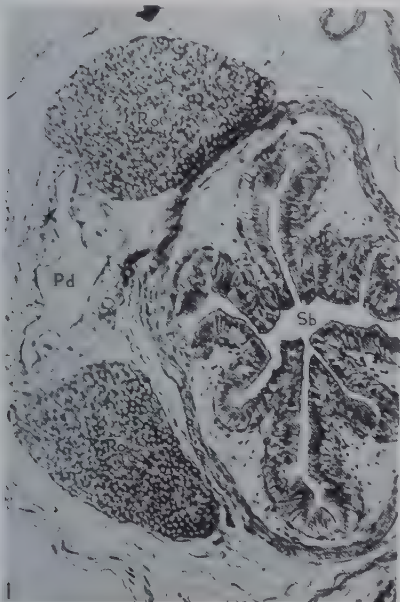

Py
B
Gb
I
E
S
1
Gb
Lc
Gb
3
Gb
D
Gb
2
le
Ce
Lc
4

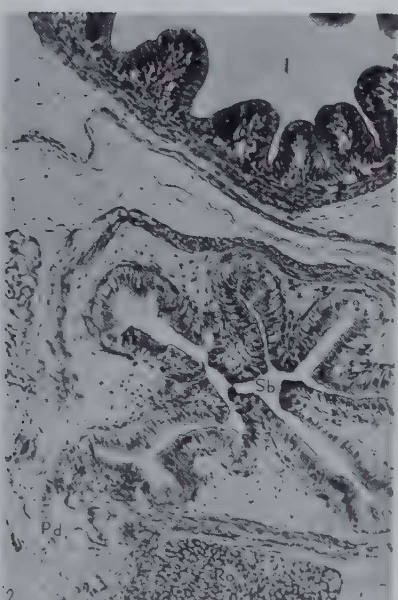

1

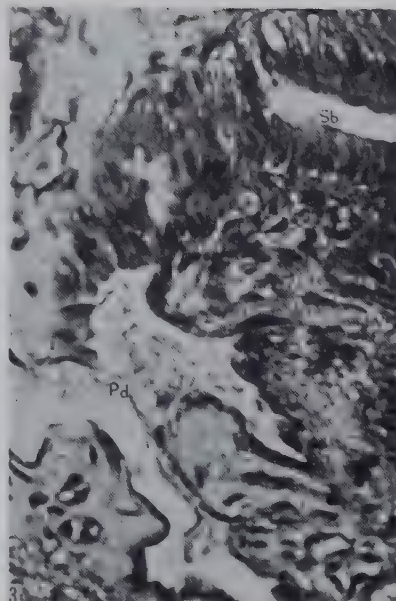

Ro
Pd
Sb
3

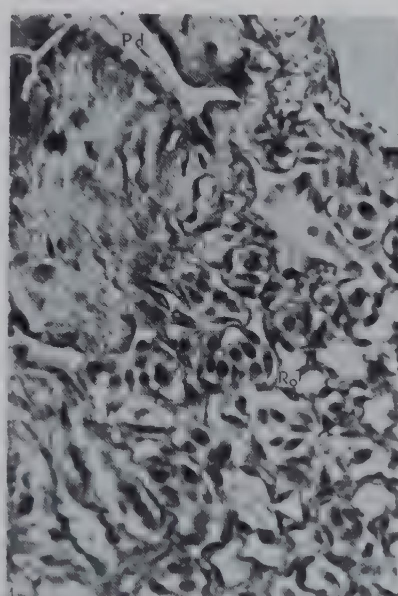

Pd
Sb
Np

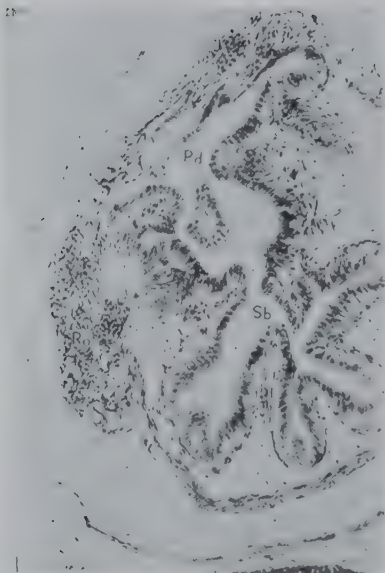

Sb


Ro
Pd
Sb
Ro
1


I
Sb
Pd
Ro
2


Sb
Pd
3

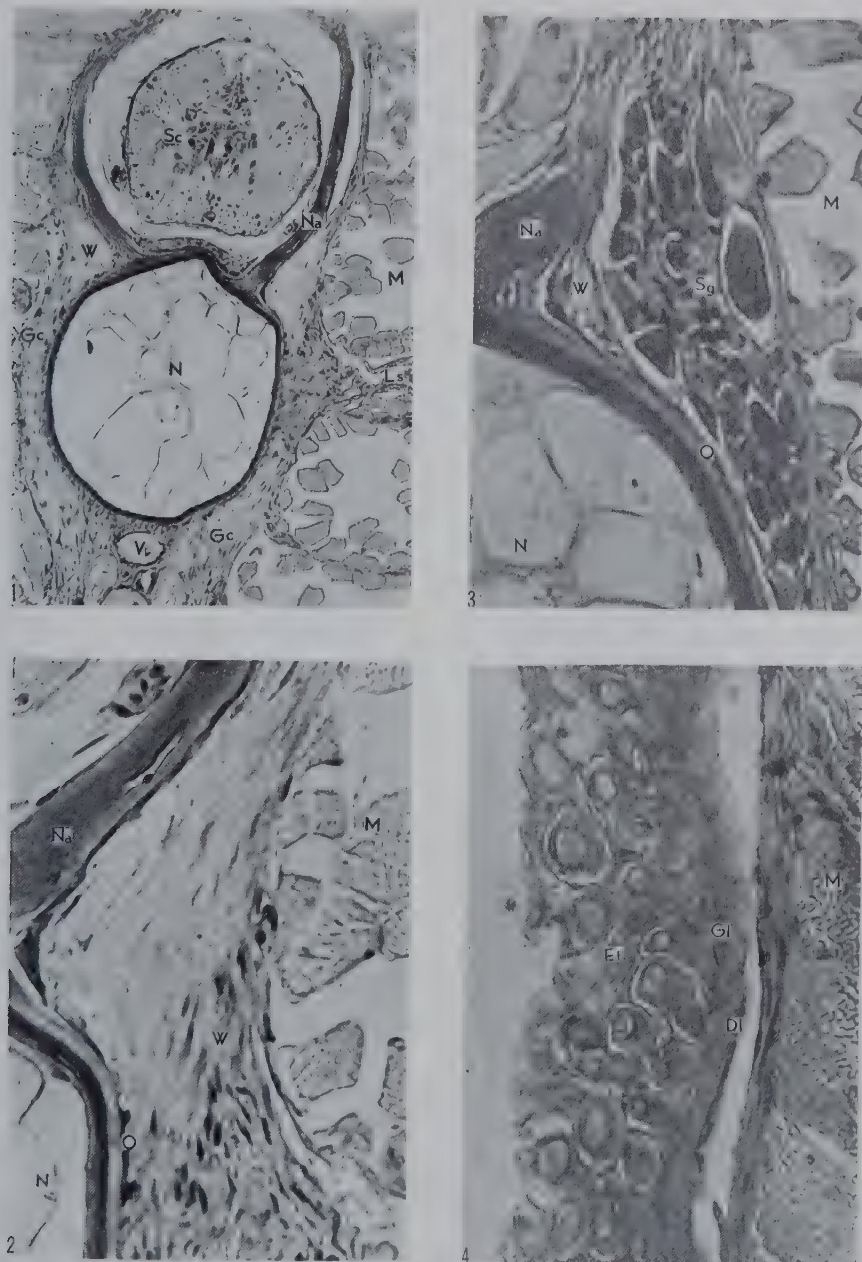

Pd
Sb
Ro
4


Pd
Sb
Ro
1


Sb
3

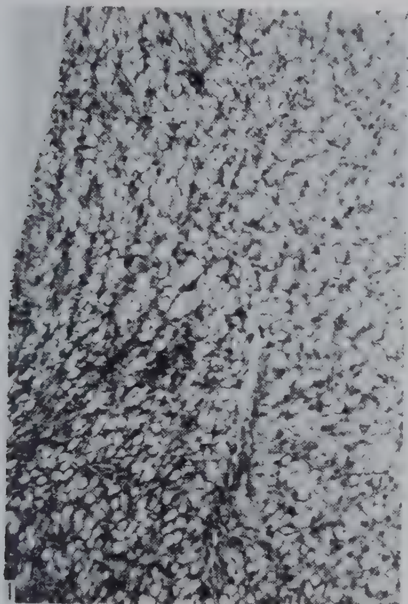

Sb

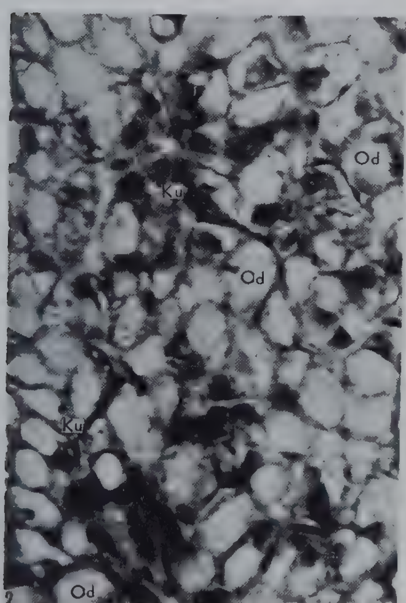

Sc
Na
Dg
Ls
N
W
M
V
Lg
4

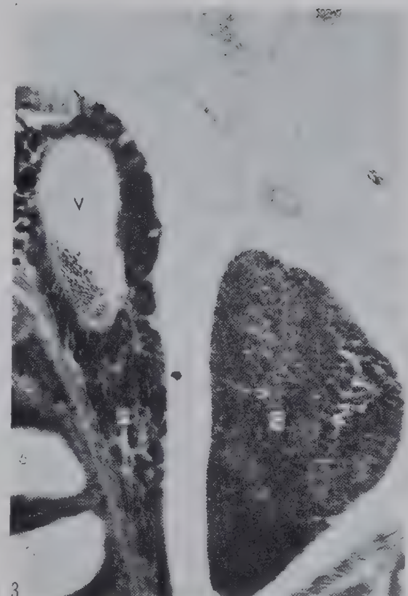

1
Sc
Na
W
M
Gc
N
Ls
Vr
Gc
3
Na
W
Sg
M
O
N
2
Na
M
W
O
N
4
Et
Gl
Dl
M

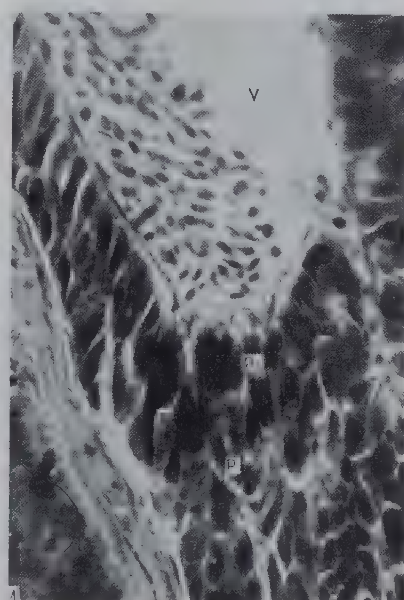
Jour. Fac. Fish., Mie Pref. Univ., Vol. 5, No. 2.

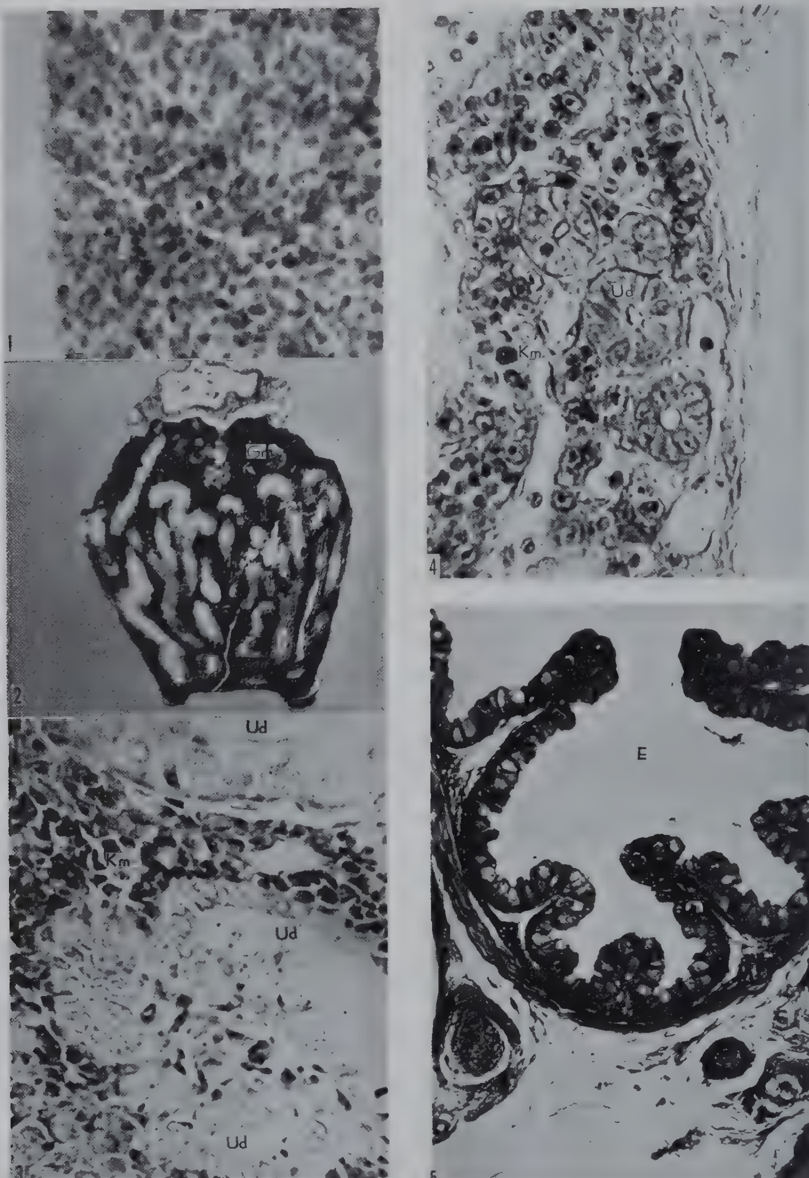


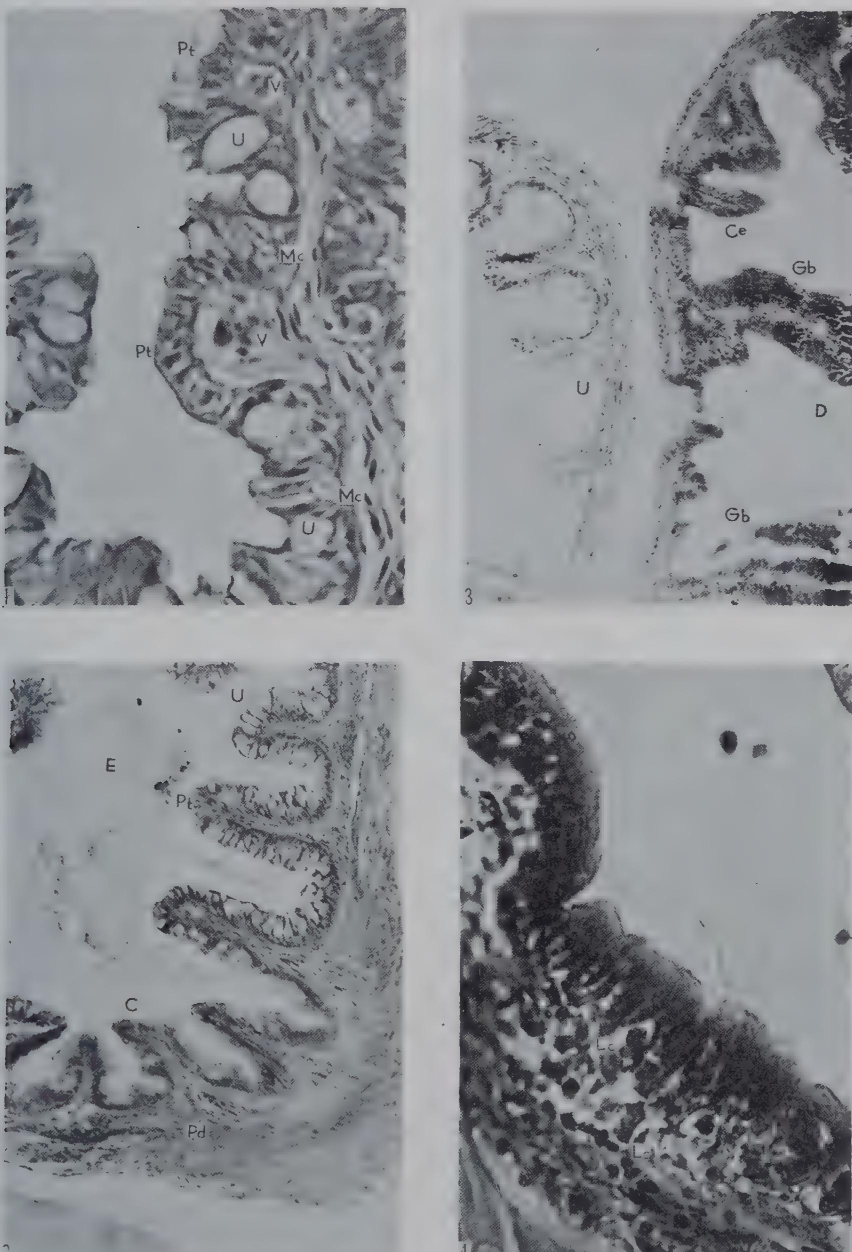

1

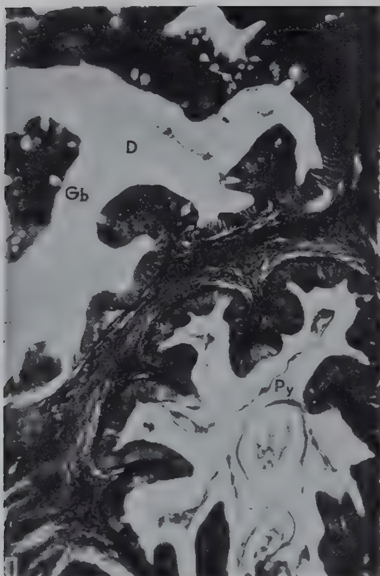

Od
Ku
Od
Ku
Od
2

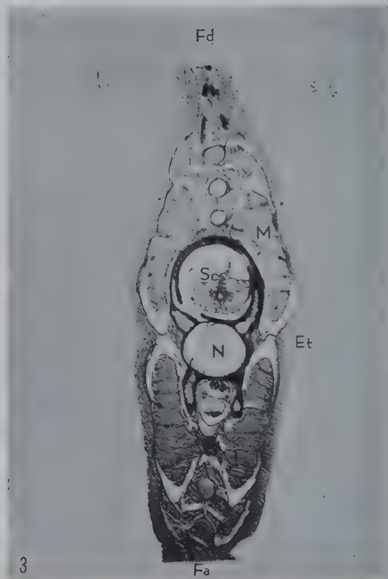

V
3

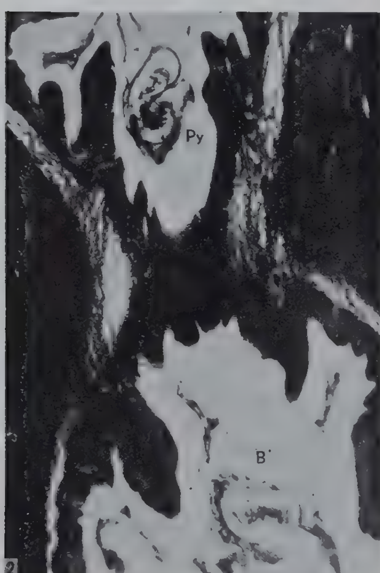

V
n
p
4

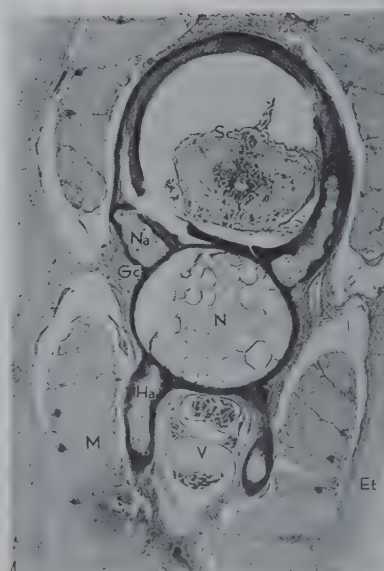

1
2
Gm
3
Ud
Km
Ud
Ud
4
Ud
Km
5
E


Pt
V
U
Mc
Pt
V
Mc
U
1
Ce
Gb
U
D
Gb
3
U
E
Pt
C
Pd
2
Lc
Lc
4


D
Gb
Py
1

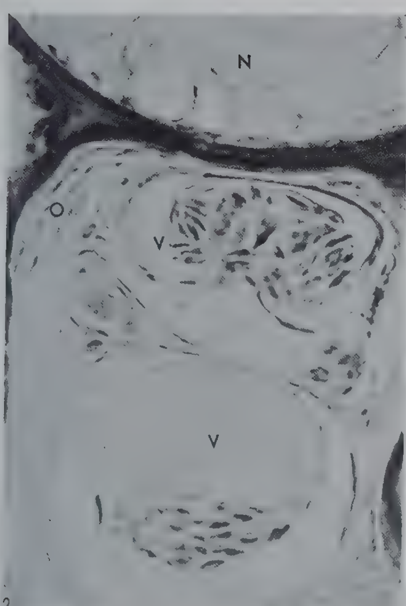

Fd
M
Sc
Et
N
3
Fa

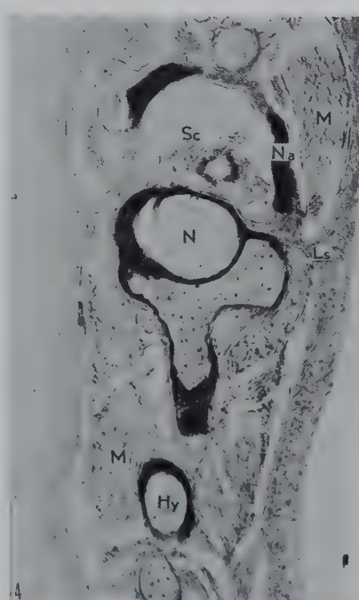

Py
B
2

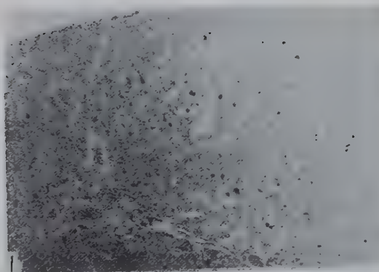

Sc
Na
Gc
N
Ha
M
V
Et
4

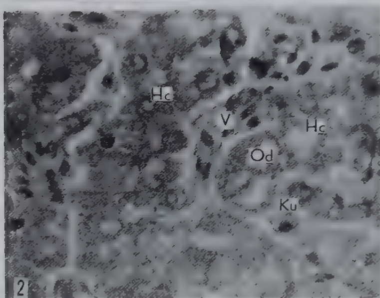

Sc
Na
N
1

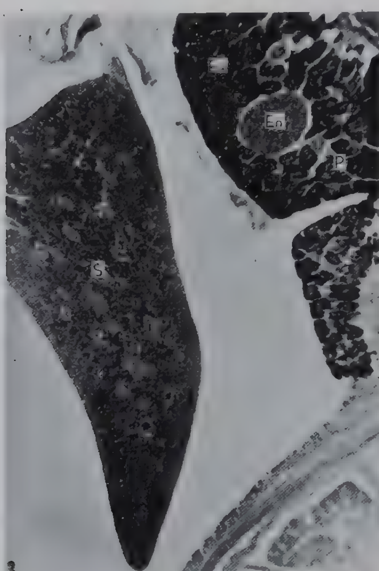

3

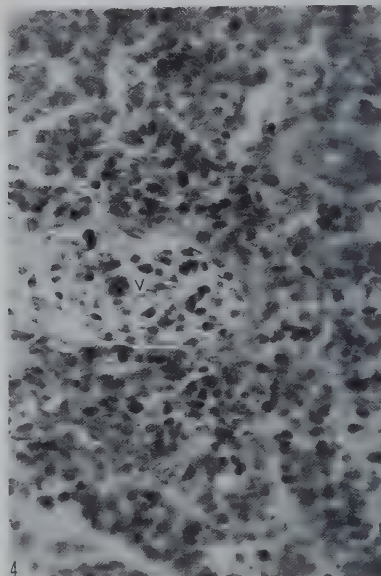

N
O
V
V
2

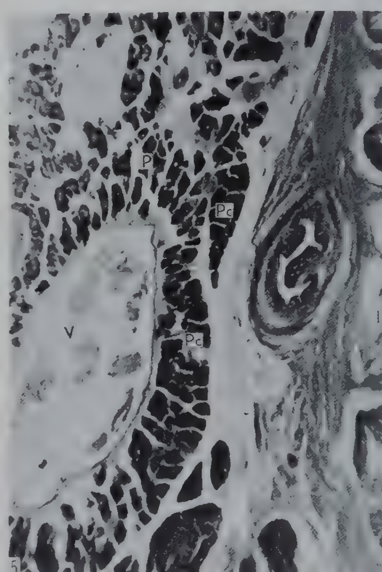

Sc
M
Na
N
Ls
M
Hy
4

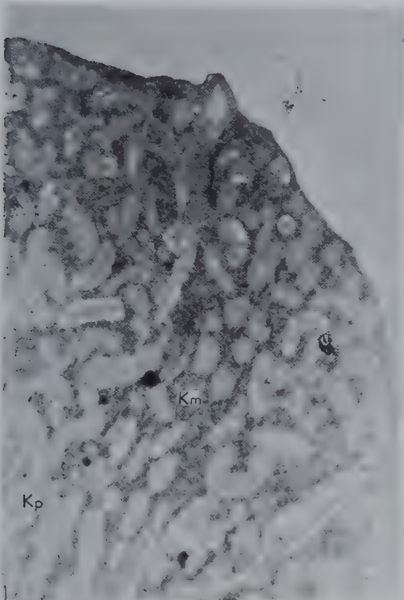

1

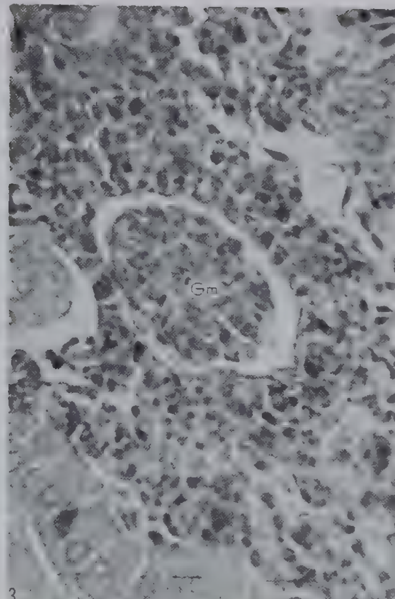

Hc
V
Hc
Od
Ku
2

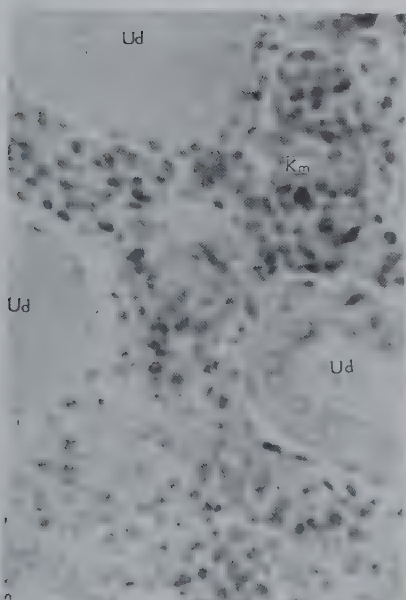

E
En
P
S
3

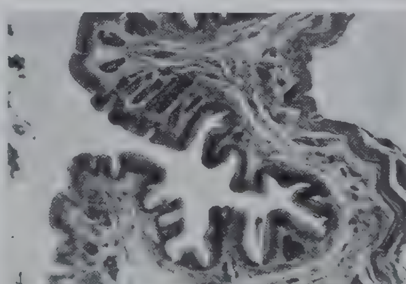

V
4

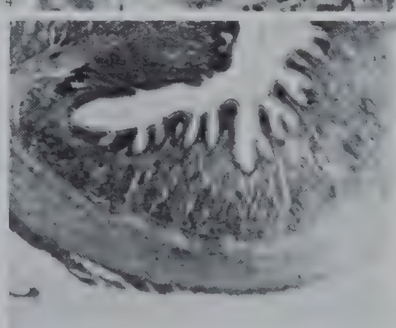

P
Pc
V
Pc
I
5

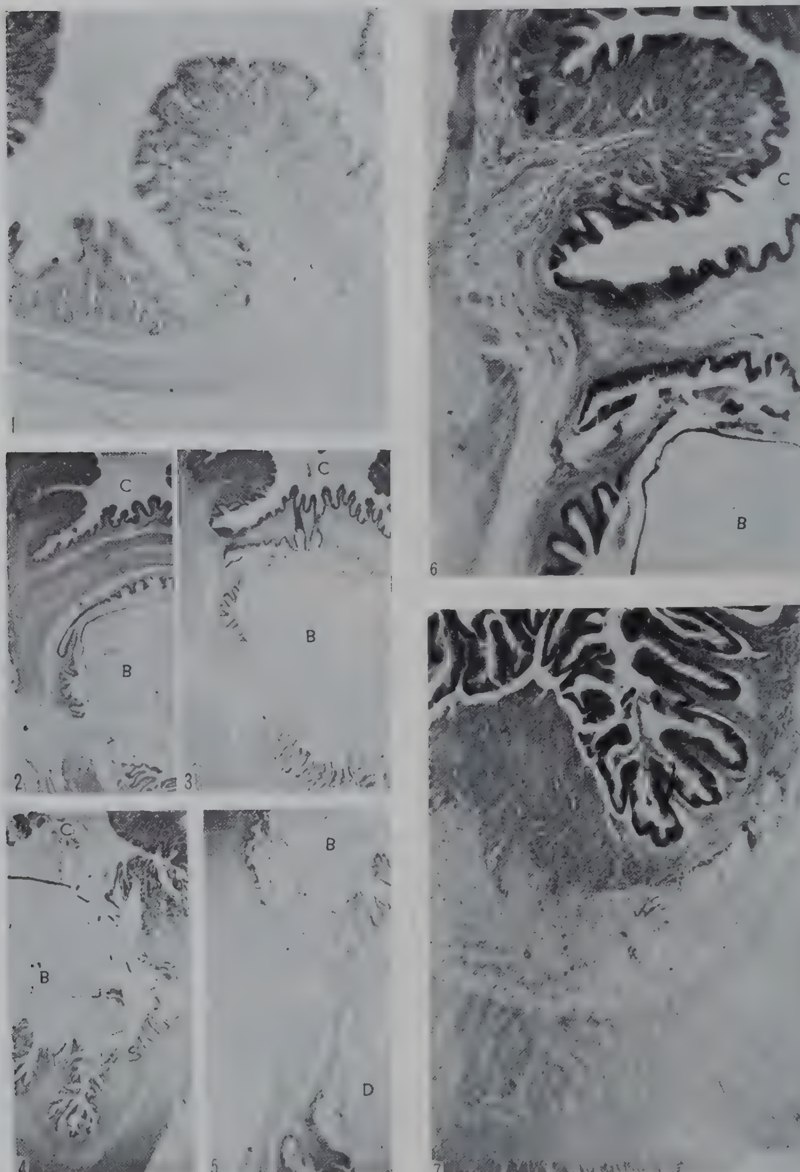

Km
Kp
1

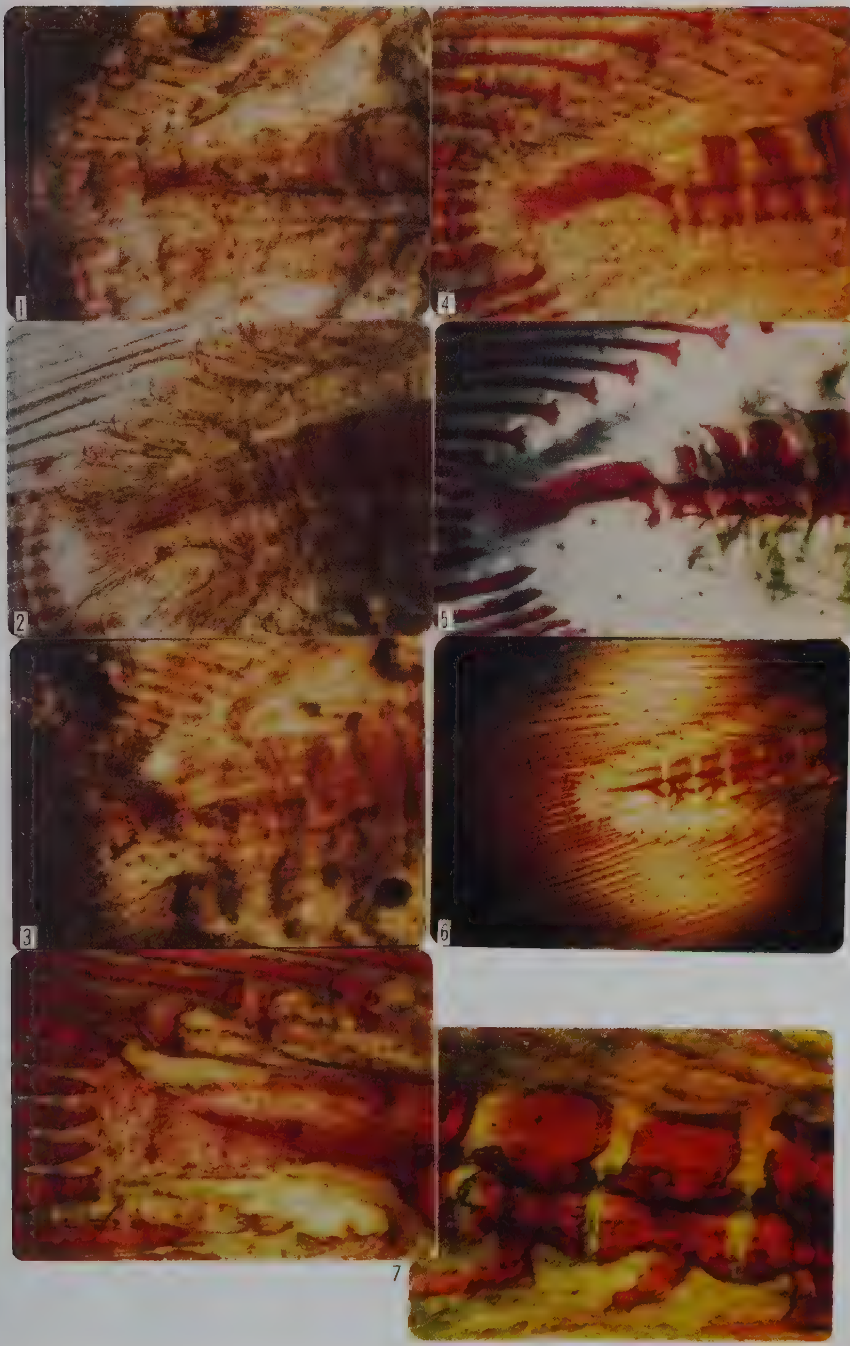

Gm
3


Ud
Km
Ud
Ud
2


4

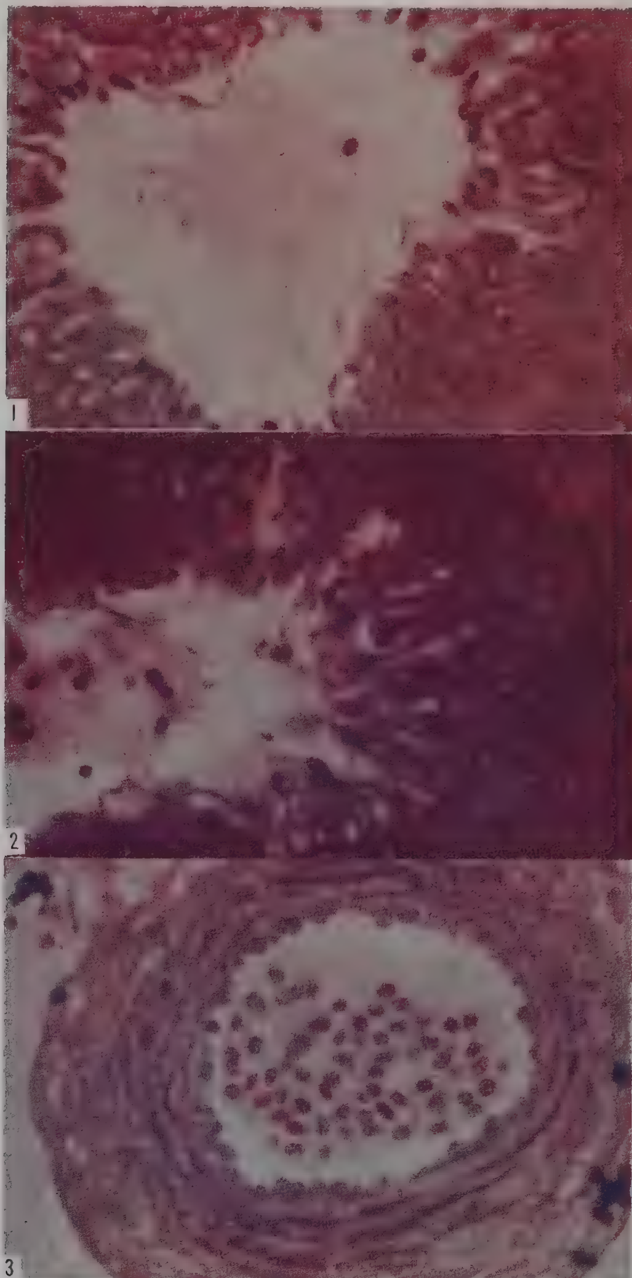



1
C
B
2
C
B
3
6
C
B
7
C
B
4
B
D
5




1
2
3
4
5
6
7
8


1
2
3
4
5
6


1
2
3

Journal of Faculty of Fisheries,
Prefectural University of Mie,
Vol. 5, No 3, March 15, 1963.

貝殻及び真珠形成機序の研究

VII. 外套膜の組織呼吸，特に正常時と再生時について

辻　井　　禎・磯　野　　治[1)]

Studies on the Mechanism of Shell- and Pearl-Formation

VII. The Respiratory Metabolism of the Mantle in the Normal and in the Regenerating Shell-Formation

Tadashi Tsujii and Osamu Isono

二枚貝の貝殻を中央部で一部切りとると，真珠層を分泌していた外套膜上皮細胞は，その形態を変えると共に，殻皮，稜柱層，更に真珠層を分泌し切除された貝殻を再生する。この再生過程の上皮細胞の形態学的変化については既に発表した（Tsujii '60)。

貝殻の細胞呼吸は，最近，数名の人々 (Cleland '51, Jodrey & Wilbur '55, 河合 '57) によってホモヂネート又は組織片を用いて観察された結果，生活々動のエネルギーを供給すると共に，生じた CO_2 が貝殻形成に必須なる炭酸基の主なる供給源としての可能性が考えられることより重要視されている。

著者等は貝殻形成，特に殻皮，稜柱層，真珠層の個々の形成機序の特異性研究の一つとして，今回は再生過程を外套膜組織の酸素消費量の面より観察したので報告する。

研究実施に当り，種々御便宜を与えられた本学臨海実験所長　川本信之教授並びに研究費を配慮下さった椎野季雄水産学部長に深謝する。

材料並びに実験方法

実験材料は，揖斐川（岐阜県）の下流にて採集せるカラスガイ，*Cristaria plicata spatiosa* (Clessin) でその大きさは殻高，約 6 cm，殻長，約8.5cmのものをもちいた。これらのカラスガイは 4 月〜10月の間に採集し，現場より大学に持ち帰り構内の大きな池で飼育し一年を通じて実験に供した。

貝殻の除去及びその後の飼育法は Tsujii（'60）と全く同じである。即ち，左側外套膜の中央部が接している部位の貝殻に縦 10mm，横 5 mm 程度の短形の穴をあけた。このとき，外套膜を傷つけぬよう特に注意した。これ等の手術貝は箱又は真珠養殖用ナイロン製籠に入れて飼育し，必要に応じて実験に供した。

組織呼吸の測定には Warburg 氏検圧計を用いた。正常外套膜の呼吸を測定するときは，外套膜を，再生過程中のものでは，切除された部分が，夫々，殻皮，稜柱層で蔽われたと

1)　現住所：三重県志摩郡浜島町新多徳　御木本真珠養殖場。

き，または真珠層が形成されて再生が完成したときに，この部分に接する外套膜を，眼科用ハサミで切りとり濾紙の上に注意深くおき，2，3回濾紙を交換して外套膜組織に含まれている多量の液状成分を充分とり，トーションバランスで秤量した。また，外套膜の上皮細胞のみをとる試みとして，ピンセットで殻側上皮細胞を膜状のまま剝ぎとり，そのまま注意深く濾紙に貼ってトーションバランスで秤量した。

容器は 15～17m*l*.，6～9 m*l*. の二種の大きさを用いた。この容器に夫々300～400mg，50～90mg の組織片を入れた。組織浮遊液には淡水弁鰓類用生理的塩類溶液（山本 '49）を用い組織片をも含めた総液量を夫々，1.5m*l* (15～17m*l*. 容器)，0.7m*l* (6～9 m*l*. 容器）とした。

CO_2 ガスの吸収剤として副室に20% KOH を用い，濾紙を添えて吸収面積を大にし，能率を高めた。容器中の気相は，O_2 ガスと空気の2つを試みたが，測定装置中の空気が O_2 ガスによって完全に置換されたという検知もむつかしく，又，O_2ガスを気相として測定したときはその測定値が異常に小さい値となったので，主として空気を気相として測定を行った。

総ての測定は 25°C で実施し，装置は1分間 130 回転のものである。

結果並びに考察

1. 正常外套膜の部位による酸素消費量

まず初めに外套膜を，尖端部 (marginal zone)，縁膜部 (pallial zone)，及び中心部 (Central zone) に区別して測定を行った。1961年7月より1962年10月の間に得た値をTable 1に示す。

Table 1. Endogenous respiration of mantle zones of *Cristaria plicata spatiosa* (Clessin).

mantel zone	O_2 consumption 25°C. (μl. O_2/mg. wet wt./hr.)	
	Mean	Range
Marginal	0.0117	0.0112—0.0150
Pallial	0.0101	0.0061—0.0127
Central	0.0093	0.0062—0.0120

これらの値は個体差が多く，季節によっても変動するようである。特に3，4，5月頃の産卵期及び8，9月頃の池水温度が高くなる時期には，その値が低く，9月下旬水温の降下と共に値が高くなる傾向があると考えられた。しかし，上述の外套膜の部位による平均値を比較すると，尖端部組織の酸素消費量が一番多く，縁膜部がこれに次ぎ，中心部が一番少くなっている。このことから，外套膜組織は中心部より尖端部に近づくに従って酸素の消費量が多くなるという生理的勾配が存在していると考えられるのではなかろうか。

今回，カラスガイより得た測定値は，Jodrey & Wilbur ('55) が *Crassostrea virginica* の外套膜で得た値，0.12±0.02～0.15±0.03μl. O_2/mg. wet wt./hr. 及び河合 ('57) が *Pinctada martensii* の外套膜で得た値に比較すると約 1/10 程度であった。このことは，海産と淡水産による違いか，生活環境による，即ち，岩その他に付着している貝と泥中に棲んでいる貝とによる違いか，或いは他の機構によるのか興味ある事実であるが今回は追究しないことにする。

2. 再生時の外套膜の酸素消費量

再生過程中の外套膜の酸素消費量を測定すると Table 2 の如くなった。

Table 2. Endogenous respiration of mantle in regenerating shell of *Cristaria plicata spatiosa* (CLESSIN).

Mantle condition	O_2 consumption 25°C. (μl. O_2/mg. wet wt./hr.)	
	Mean	Range
Periostracum formation	0.0140	0.0120—0.0200
Prismatic layer formation.	0.0129	0.0103—0.0180
Pearl layer formation	0.0102	0.0092—0.0132

貝殻除去以前は真珠層を形成し 0.0093*μl.* O_2/mg. wet wt./hr. 程度の酸素消費量を示していた外套膜は，殻皮形成時には約50%も酸素消費量を増加させている。殻皮形成が終り稜柱層が形成し始めると多少酸素消費量が低下し，真珠層が形成し始めると更に低下する。この状態は，正常外套膜の尖端部，縁膜部と中心部との生理的勾配に似ている。Table 1 及び 2 より上述の関係を図示すると Fig. 1 となる。

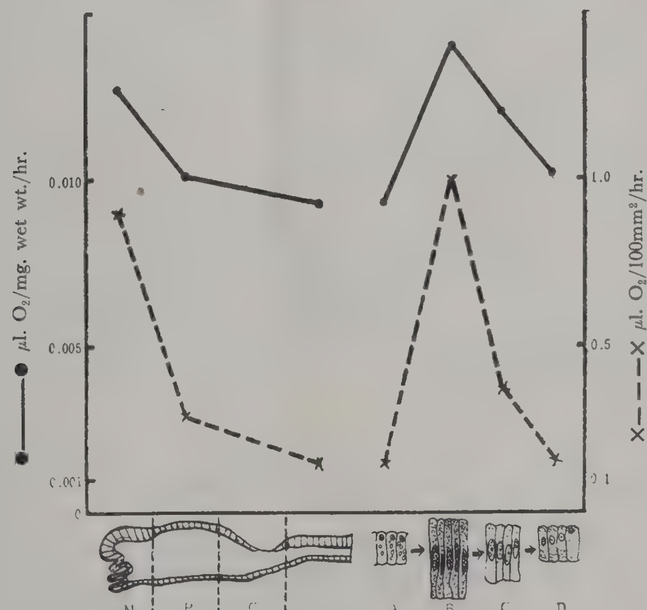


Figure 1. Endogenous respiration of mantle of *Cristaria plicata spatiosa* (CLESSIN).

M: Marginal zone, P: Pallial zone, C: Central zone, A: The epithelial cells which secreting pearl layer, B: The epithelial cells which secreting periostracum, C: The epithelial cells which secreting prismatic layer, D: The epithelial cells of regenerated shell, this means this type of cell secreting pearl layer.

3. 異常貝殻の外套膜及び気相を O_2 とした場合の酸素消費量

本実験中，外套膜組織片を得ようとしたとき，その貝殻の内面が部分的に真珠層以外の黄

褐色の有機物（殼皮）又は稜柱層によって蔽われている異常時のものにしばしば相遇した。この場合の外套膜を尖端部と中心部とにわけて測定したところ，尖端部は 0.0124μl O_2/mg. wet wt./hr. (20貝平均)，中心部は 0.0079 μl. O_2/mg. wet wt./hr. (15貝平均）と云う値を示した。このことから，異常貝では外套膜の尖端部の酸素消費量は正常時よりも低下するが，中心部に於ては増加を示す結果となり，再生過程に一致した。

O_2 ガスを気相とした場合，外套膜の中心部の測定値（平均）は 0.0052μl. O_2/mg. wet wt./hr. となり上述のいづれの場合の値よりも非常に低い値となる。このような低い値になったのは，著者等は O_2 ガスのみでNガスを入れなかった為かとも思われるが，HeLa 細胞の呼吸を O_2 ガスを気相として測定すると比較的短時間に細胞が死んでしまうと云われている（妹尾 '61)。このことからも，O_2 ガスは外套膜組織に何か有害な作用を与えたのではないかとも思う。

4. 外套膜上皮細胞と結合組織の酸素消費量

上述の測定に用いた外套膜組織は，内側上皮細胞，貝殼側上皮細胞，少数の腺細胞及び結合組織とこれの間に含まれる遊走細胞の集合体であるので，得た測定値は上皮細胞のみの酸素消費量を示すものではない。特に，貝殼再生時に於ては，外套膜の結合組織が増殖性反応を示し，この中に非常に多くの遊走細胞が集まっている（Tsujii '60)。

そこで，上皮細胞のみを外套膜より剝ぎとることは困難なので，正常外套膜の貝殼側の上皮細胞とその下側の結合組織を多少混った薄膜状にはぎとって，注意深く水分を除いて 17mg. ～40mg. 程度を 6～10 ml. の容器で測定した。この結果，0.0289 ml. O_2/mg. wet wt./hr. (15貝平均値）を得た。これは外套膜組織片の3倍近くも大きな値を示している。

これに反して，外套膜の貝殼側及び内側を，乾燥したガーゼで数回こすり，上皮細胞が剝落したり，破壊されたと思われるものを同様の方法によって測定すると 0.0062μl O_2/mg. wet wt./hr.（10貝平均）となった。この上皮細胞のみ，結合組織のみの結果は正確を期し得ないが一応の傾向を示すものと考える。

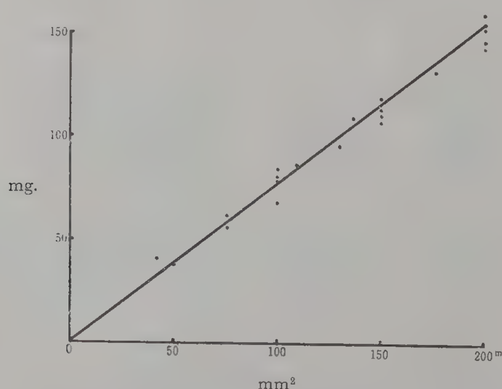


Figure 2. The relation between the width and the weight of the single pieace of paper.

5. 外套膜表面 $100mm^2$ 当りの酸素消費量

上述の結果，及びその他の研究者（CLELAND '59, JODREY & WILBUR '55, 河合 '57）の測定値及び WARBURG 検圧法の酸素消費量の表現法は，湿重量又は乾燥重量 1 mg. 当りである。今回，著者が用いた材料は外套膜の尖端部は筋肉が多く，中心部には少い。中心部は貝殻側上皮と内側上皮との間に極めて粗な結合組織が存在しているにすぎないので同一重量であってもその表面積は大きな差がある。それで外套膜組織片の酸素消費量を 1 mg. 当りで表現するよりも表面積 $100mm^2$ 当りで表現し，各部位間及び再生過程を比較した方が貝殻形成機序を論ずる上に好都合である。

そこで，著者は方眼紙を $50mm^2$～$200mm^2$ の大きさに切り，その重量を化学天秤で正確に秤量した（Fig. 2）。次に正常なカラスガイの外套膜を眼科用ハサミで切りとり，同じ方眼紙の上に正常時に近く拡げ，任意の大きさに外套膜を方眼紙と共に切り，化学天秤で秤量し，秤量後，付着している外套膜片をとり，方眼紙を乾燥させて再び秤量することによって，外套膜の重さを求めた。一方，Fig. 2 によって，方眼紙の重さより面積が求められる。かくして，外套膜重量と表面積の関係を尖端部，縁膜部及び中心部について求めた。これ等を Fig. 3 に示す。Fig. 3 と Table 1 及び 2 より外套膜組織片 $100mm^2$ 当りの酸素消費量を求めこれを Table 3 と Fig. 1 に示す。

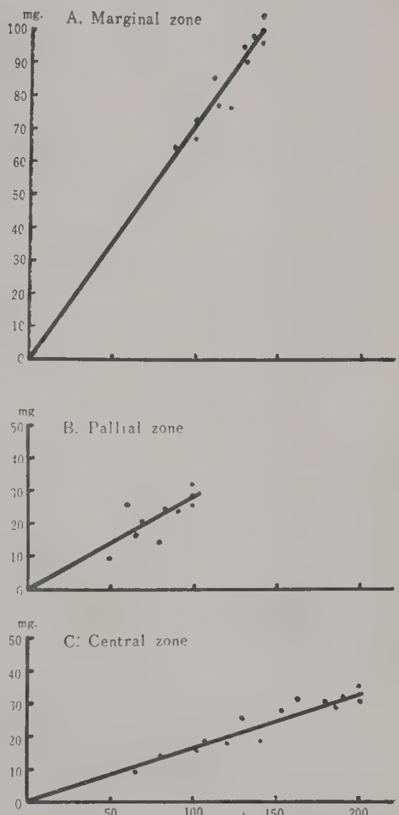


Figure 3. The relation between the width and the weight of the mantle of *Cristaria plicata spatiosa* (CLESSIN).

この結果，尖端部は中心部の約 6 倍も多くの酸素を消費するが，縁膜部は約 2 倍弱である。一方，再生時に於ては殻皮形成時には約 7 倍もの酸素消費量を示すが，稜柱層形成時は約 2.5倍となり真珠層形成時には元通りの値になる。

JODREY & WILBUR（'55）はフロリダカキで前述の如き結果を得て，縁膜部が尖端部より多少酸素の消費が多いこと，縁膜部は尖端部よりもカルシウムの沈着が多いこと（WILBUR & JODREY '52）とが興味あることだと述べているが，今回の著者の結果からは縁膜部は中心部よりも酸素消費量は mg 当り，及び $100mm^2$ 当り共に多く，且つカルシウムの沈着量も多いと考えられる（宮村 '59）ことからも JODREY 等の考えに同意する。しかし，尖端部は酸素消費量は非常に多く，さらに再生時の殻皮形成時の外膜套にも多い。これらは有機物主として塩基性蛋白質を分泌してカルシウムの沈着がほとんど認められない状態である。このこと

に関しては更に詳しく研究したい。

Table 3. Endogenous respiration of mantle zones and conditions.
Abbreviationsas in table 1 and 2.

Mantle zone and condition	O_2 consumption 25°C. (μl. O_2/100mm²/hr.)	
	Mean	Range
Marginal	0.9031	0.8644—1.0845
Pallial	0.2885	0.1745—0.3650
Central	0.1508	0.1007—0.1950
Periostracum formation	1.0773	0.9230—1.5384
Prismatic layer form.	0.3707	0.2948—0.5351
Pearl layer formation	0.1651	0.1483—0.2133

要　　約

カラスガイの外套膜組織を尖端部，縁膜部及び中心部に区別して酸素消費量を WARBURG の直接法で測定した。この結果，次のことが明らかになった。

外套膜の尖端部の酸素消費量が一番多くて，縁膜部がこれに次ぎ，中心部が一番低いことが明らかになった。このことから，外套膜は，中心部より尖端に近づくに従って酸素消費が増加する傾向にあると思われる。

また，左外套膜中心部が接する貝殻を一部除去して，これが再生される過程，即ち，殻皮，稜柱層，及び真珠層形成中の外套膜組織の酸素消費量を同様に測定すると，殻皮形成中が最も多く，稜柱層，そして真珠層が形成されるに従い次第に少くなる。この関係は正常外套膜に於ける尖端部と中心部との関係に似ている。

酸素消費量を mg 当りで表現するよりも外套膜の表面積 100mm² 当りで表現した方が貝殻形成機序を考察する上に便利ではないかと考え，この方法を考案し比較検討した。この結果，外套膜尖端部及び縁膜部は夫々約６倍，２倍も中心部より多くの酸素を消費していることが明らかになった。

文　　献

CLELAND, K. W., 1951. The enzymatic architecture of the unfertilized oyster egg. Austral. J. Exp. Biol. Med. Sci., **29** : 35–45.

DUGAL, L. P., 1939. The use of calcareous shell to buffer the product of anaerobic glycolysis in *Venus mercenaria*. J. Cell. Comp. Physiol., **13** : 235–251.

JODREY, L. H. and K. M. WLLBUR, 1955. Studies on shell formation. IV. The respiratory metabolism of the oyster mantle. Biol. Bull., **108** : 346–358.

河合清三，1957. アコヤガイの物質代謝に関する研究. III. 組織呼吸について. 日水誌，**22** : 626～630.

官村光武・牧戸二彦，1959. 挿核施術に使用する外套膜片（ピース）の採集部位によるアコヤガイの養殖真珠の品質の相違について。日水誌，**24** : 441～444.

妹尾左知丸，1961. Personal comunication

TSUJII T., 1960. Studies on the mechanism of shell-and pearl formation in mollusca. J. Fac. Fish., Mie Pref. Univ., **5** : 1–70.

WILBUR, K. M. and L. H. JODREY, 1952. Studies on shell formation. I. Measurement of the rate of shell formation using Ca-45. Biol. Bull., **103** : 269–279.
山本時男, 1949. 動物生理の実験, 河出書房, 70.

Résumé

The mantle of the fresh water shellfish, *Cristria plicata spatiosa* (CLESSIN), has been studied with respect to endogenous respiration, using WARBURG's direct method. The results obtained from the experiments are follows:

1. Of various portions of the mantle, the rate of respiration was the highest in the marginal zone, in the pallial zone ranked next to the marginal and very low in central zone (Table 1). From this result, the author can assume that the rate of O_2 consumption of mantle tissues comes higher towards the margine of mantle (Fig. 1).

2. In the process of shell regeneration, the mantle which was forming the periostracum, prismatic and pearl layers was measured with respect to the consumption of O_2. Of all these conditions of mantle, the value of respiration was the highest in the mantle which is in condition of periostracum-formation, and came to lower with the formations of prismatic and pearl layers (Table 2 and Fig. 1). The relation of periostracum-formation to pearl-layer-formation is what the marginal zone is to the central zone in a normal mantle.

3. The endogenous respiration is howed by the μl. of O_2 consumption per mg. weight of wet or dry tissues. But, the μl. of O_2 consumption in per mm^2 of mantle surface is better to explain the mechanism of shell formation than that of per mg. weight of wet tissues.

The author tried a calculating method (Fig. 2 and 3). From this calculation the μl. of O_2 consumption per mm^2 of the marginal zone and pallial zone has about 6 and 2 times larger than that of the central zone. Only organic substance, chiefly proteins, are observed secreted in the marginal zone and at the stage of periostracum-formation in regeneration. Slight but significantly higher endogenous respiration than in the central zone is also observed in the pallial zone and at the stage of prismatic-layer-formation in regeneration. It is this pallial zone of the shell which consistently showed much more deposition of calcium than the central zone of the mantle in the pearl oyster.

Journal of Faculty of Fisheries,
Prefectural University of Mie,
Vol. 5, No 3, March 15, 1963.

貝殻及び真珠形成機序の研究

VIII. 外套膜のチロシナーゼについて

辻　井　　禎

Studies on the Mechanism of Shell- and Pearl-Formation

VIII. On the Tyrosinase in the Mantle

Tadashi Tsujii

二枚貝の貝殻，特に殻皮と靭帯にチロシンが多量に含まれている (Hirata '51, Beedham '58)。二枚貝の外套膜および真珠袋の上皮細胞には多量のチロシンと考えられる物質が組織化学的に検出されるので，恐らく貝殻に含まれているチロジンは，外套膜及び真珠袋の上皮細胞より分泌されたものと考える (Beedham '58, Tsujii '60)。この殻皮と靭帯は種類によっても異るが黒色乃至青みを帯びた褐色をしているものが多い。また，黒色乃至帯青褐色をした異常真珠（しみ珠）の核と真珠層の間につまっている有機物中の色素はメラニン様色素であるとする説 (谷口 '60) とポルフオビリン色素群に属するものであるとの考（高木・田中 '55, 高木 '56）との二つが現在のところあるが未だ解明されていない。

若しも，殻皮，靭帯および異常真珠の黒色乃至帯青褐色がメラニン様物質によるものとすれば，外套膜上皮細胞より多量に分泌されるチロシンがチロシナーゼの作用によって生じたものではないかと考える (Lerner & Fitzpatrick '50)。

今回は，先ず二枚貝の外套膜のチロシナーゼの分布と特性に関して若干の観察を試みたので報告する。

本実験を実施する上に種々便宜を給わった本学臨海実験所長　川本教授並びに製造学科三宅教授，掘口助教授に深謝する。

材料および方法

材料として淡水産カラスガイ, *Cristaria plicata spatiosa* (Clessin) と海産アコヤガイ, *Pteria (Pinctada) martensii* Dunker を用いた。

カラスガイに関しては，辻井・礒野 ('62) と全く同様である。

アコヤガイは三重県志摩郡礒部町的矢，的矢湾養蠣研究所で養殖中の3年生母貝を用い1962年9月より10月の間に測定した。貝殻再生実験はカラスガイと異り左殻の腹縁部を底辺とする二等辺三角形の頂点が真珠層に充分産する様にペンチで切った（底辺約 1.5cm, 他の二辺約 2 cm)。これらの貝はナイロン籠に入れて飼育した。再生はカラスガイに比して極めて早く，手術後4日目には殻皮層が形成され7日目には真珠層が分泌して再生が完成された。

殻皮形成終了時と稜柱層形成開始時を区別することは甚だ困難であった。

粗酵素液の抽出：開殻して直ちに外套膜をハサミで切り出し，濾紙上で充分水分，特にカラスガイの場合は外套膜組織内の液状成分をとり，秤量し，その重量の 10 倍又は 20 倍量の 0°C の蒸留水 (ion free の純水) を加えてホモジナイザーで 5 分間 0°C で磨砕し，3000 回転の遠心分離器で 10 分間分離し，この上澄部分をとって 0°C で保存し一乃至二日間に使用した。

チロシナーゼの測定は，ワールブルグ氏検圧装置を用いる検圧法と比色法の二つを用いた。ワールブルグの検圧法を用いるときは，15〜17*ml.* の容器を用い主室に基質 (M/15ベンツカテチン，または M/60 *l*-チロシン) を 1.0 *ml.*, pH 7.0 の燐酸緩衝液を 1.0 *ml.* 及び炭酸ガス吸収用20%苛性加里を濾紙と共に入れ，側室には粗酵素液を 0.5*ml.* 入れた。25°C で 5 分おきに酸素の消費量を測った。

比色法の場合は，試験管に粗酵素液 1.0*ml.* pH 7.0 の燐酸緩衝液 3.5*ml.*, M/60 *l*-チロシン 0.5*ml.* を入れ 25°C でよく振り，活性の程度によって10分，20分，30分後に AKA 5 号D型

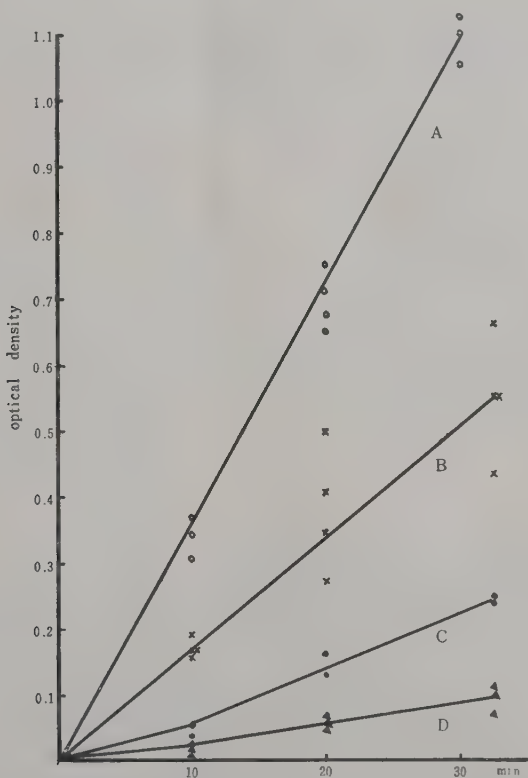


Figure 1. Effect of dilution of the extract solution of central zone of mantle in *Cristaria plicata spatiosa* (Clessin) on the tyrosinase activity.
Dilution factors: A: original extract solution, B: 2 times, C: 3 times, D: 10 times.

光電比色計で 450mμ のフイルターを用いて，Horowitz & Shen（'52）に準拠して吸光度 (Optical density) を測定した。

結果並びに考察

1.　カラスガイ外套膜のチロシナーゼの活性とその至適 pH

カラスガイの外套膜のチロシナーゼの活性を 1/2，1/3および1/10 に稀釈して検圧法と比色法によって測定した。1962 年 8 月より 9 月の間に得た値を Fig. 1 に示す。この結果，抽出した粗酵素液の活性は稀釈率に比例していることが明らかになった。

また酵素活性は，カラスガイの環境水の温度の変化と共に多少の変動はあるように思われる。

チロシナーゼの至適 pH は抽出状態によって変動するといわれる（Horowitz & Fling '55）が上述の方法によって得た粗酵素液を pH 5.5 より 8.0 までの燐酸緩衝液を用いてその至適 pH を求めた。この結果を Fig. 2 に示す。この場合，pH 5.5 より 7.5 までの間は生成色素が同一の帯赤色であったが吸光度が異っていた。しかし，pH 8.0 では最初は帯赤色を示していたが，時間の経過と共に次第に帯黒褐色に変化した。Fig. 2 より，カラスガイの至適 pH は比較的広い範囲，特に微アルカリ側にあると考える。

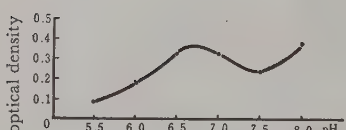


Figure 2.　The optimum pH of the tyrosinase in the *Cristaria*.

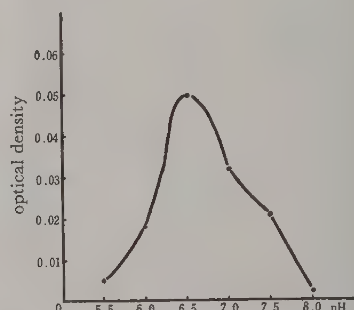


Figure 3.　The optimum pH of the tyrosinase in the pearl oyster.

2.　アコヤガイのチロシナーゼの活性と至適 pH

カラスガイと同様の方法でアコヤガイの外套膜尖端部と周縁部より抽出した粗酵素液（外套膜中心部は腺細胞が多く抽出した粗酵素液は粘度が高く測定は困難であると共にチロシナーゼの活性が認められなかったので除外した）の活性は Fig. 4 に示す如く，カラスガイの活性に比すれば極めて弱い。谷口（'60）はアコヤガイ内臓より0.85%食塩水で抽出した粗酵素液に *l*–チロシンを作用させたところ，チロシナーゼ作用はほとんど認められなかったが，Cü によって活性化されたと報告している。著者も抽出した粗酵素液のチロシナーゼ作用がカラスガイに比して極めて弱いので Cü によって活性化（Lerner, Fitzpatrick, Calkins & Summerson '49）しようと試みたが，活性化を認めることが出来なかった。

入戸野（'52）と入戸野・竹下（'53）によると蚕卵よりチロシナーゼを抽出するとき蒸溜

水で抽出した方が食塩水で抽水するよりも活性が強いという。

アコヤガイのチロシナーゼの活性の至適 pH をカラスガイと同様の方法によって求めた。この結果を Fig. 3 に示す。この結果, pH 6.5にその至適 pH が得られた。pH5.5よりpH 8.0までの間に帯赤色が淡く認められたが，カラスガイのときの如く pH 8.0 で帯黒色を示すようなことは認められなかった。内臓より 0.85% 食塩水で抽出した粗酵素液の場合は pH 7.0 以上では黒色であったが pH 6.8 以下では帯赤色である（谷口 '60）との結果と著者の結果とは異るが，これは抽出法による違いによるのかもわからない。

掘口（'60）はアコヤガイおよびイケチョウガイ, *Hyriopsis schlegelii* (Martens), の外套膜，鰓，内臓と閉殻筋より得た水溶性フラクシの pH をガラス電極 pH メーターで測定した結果，アコヤガイは微酸性 (pH 6.51―6.70) を呈するがイケチョウガイでは微アルカリ性 (pH 7.28〜7.30) を示したという。中性付近の淡水に棲息するイケチョウガイの体液が微アルカリ性を示すに対して，海水（微アルカリ性 pH 8.2―8.3）に棲息するアコヤガイが微酸性を示すことは興味あると共に，今回著者の得たチロシナーゼの至適 pH がこれに一致するのは何か意義があるのではなかろうか。

異常真珠（しみ珠）にはメラニン色素をもち，チロシナーゼの活性もあると云う（谷口 '60）が，アコヤガイ貝殻に含まれている黄色色素と赤紫色素はいずれもウロポルフィリンときわめて密接な関係にあるポルフオビリン色素群に属するものと推定されている（高木・田中 '55，高木 '56）。一方，Matsui（'56）は異常真珠にはチロシンが正常真珠よりは多少多いことは認めているが異常真珠の主な原因とは考えていない。二枚貝の貝殻内でのチロシンの含有量に関しては，Beedham（'58）は *Anodonta cygnea* の貝殻の外側（殻皮）の蛋白質を加水分解すると phenolic amino acids, 特にチロシンとグリシンが，また *Mytilus* の靭帯と殻皮にもチロシンが多いと説明している。更に Fitz と Roche 達が *Anodonta cygnea*, *Meleagria margaritifera* および *Pinna* より得た結果も同じである。しかし *Ostrea* の場合は *Anodonta* の約 ½，*Mytilus* の場合の約 ⅓ 量のチロシンを含有しているのみである。今回著者が測定に用いた二枚貝は Lamellibranchia 内の系統を考えるとき *Cristaria* は *Anodonta* に極めて近く，*Pteria* は *Mytilus* よりも *Ostrea* に近いので (Yong. '53) チロシンの含有量も恐らく Beedham の得た結果に近いのではなかろうか。

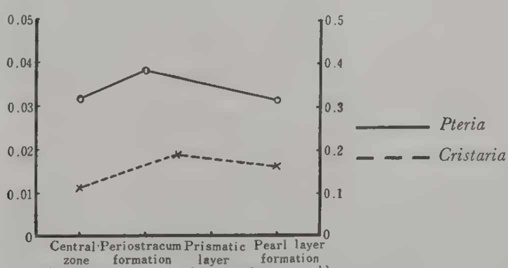


Figure 4. The activation of the tyrosinase in the process of the shell regeneration.

3. 外套膜の部位と貝殻再生時のチロシナーゼの活性について

外套膜の部位によって，その形成する貝殻層が異っていることは明らかである。このとき

各部位によるチロシナーゼの活性を測定したところ，吸光度によって比較するとカラスガイの外套膜1g当り（湿重量）で尖端部は中心部の約1/10程度であった。いま，この値を外套膜の表面積 100mm² 当りに換算（辻井・磯野 '63）すると尖端部は中心部の約1/2程度になって，1g当りと共に尖端部は中心部に比して活性は弱い。

再生実験をアコヤガイ，カラスガイで行った結果，中心部外套膜が殼皮を形成し始めると多少チロシナーゼの活性が高くなる傾向を認めた。

以上の結果より，チロシナーゼの活性は外套膜の尖端部と殼皮形成中に特に高くなると云う事実は認められなかった。このことは，殼皮中にメラニンが多量に形成されてこれが黒色乃至帯青褐色の原因となるには，中心部に比べて非常に高いチロシナーゼの活性が認められてもよいのではなかろうか。これに反して，中心部の外套膜にはチロシナーゼが高い活性をもっているが真珠層にはメラニン様物質が認められない。

要 約

カラスガイ，*Cristaria plicata spatiosa* (Clessin) とアコヤガイ，*Pteria* (*Pinctada*) *martensii* Dunker の外套膜のチロシナーゼの活性をワールブルグの検圧法と Horowity & Shan ('52) に準拠して比色法によって測定した。

1. カラスガイでは活性が高く，アコヤガイのそれは非常に低い結果を得た。

2. 至適 pH に関してはカラスガイは pH 6.5—pH 8.0 の間の比較的広い範囲にあるが，アコヤガイは pH 6.5 付近にあった。この値は，夫々のカラスガイ，アコヤガイの体液及び体組織の pH に大体一致する。

3. 貝殼再生の場合，殼皮又は稜柱層を形成している時期に於ては，元の状態より多少チロシナーゼの活性が強くなる傾向にあった。

文 献

Beedham, G. E., 1958. Observations on the non-calcareous component of the shell of the lamellibranchis. Quart. J. Micro. Sci., **99** : 341–357.

Hirata, A., 1951. The composition of the internal surface layer of the shell of the oyster as studied by histochemical and radioautographic methods. Duke University Thesis for M. A.

掘口吉重，1960. アコヤガイおよびイケチョウガイの生化学的研究. XII. 貝の血液および体液における$[Ca^{++}]\times[CO_3^{--}]$，$[Ca^{++}]\times[HPO_4^{=}]$と$[Ca^{++}]^3\times[PO_4^{\equiv}]^2$の見掛のイオン積について。日水誌，**26** : 701–707。

Horowitz, N. H. and S. C. Shen., 1952. Neurospora tyrosinase. J. biol. Chem., **197** : 513–520.

Horowitz, N. H. and M. Fling, 1955. A Symposium on amino acid metabolism. Johns Hopkins Press. 207.

入戸野康彦，1952. 家蚕血液のチロシナーゼ (1)基質による差. 日蚕誌，**21** : 129–132。

入戸野康彦・竹下弘夫，1953. 蚕卵の tyrosinase (1)越年卵. 日蚕誌，**22** : 149–154。

Lerner, A. B., T. B. Fitz, E. Calkins and W. H. Summerson, 1949. Mammalian tyrosinase; Preparation and properties. J. biol chem., **178** ; 185–195.

Lerner, A. B., and T. B. Fitzpatrick, 1950. Biochemistry of melanin formation., Phys. Rev., **30** : 91–125.

Matsui, Y., 1956. Aspects of the environment of pearl-culture ground and the problems of hibridization in the genus *Pinctada*. "Perspectives in marine biology,a symposium held at Scripps Institution of Oceanography. Univ. of Calf. March 24-April 2, 1956. Edited by

A. A. Buzzati-Travero. 519–531.
高木　豊，田中正三，1955. 真珠の生化学的研究（第5報）あこやがいの色素(1)，日化誌，**76**：58–61。
高木　豊，1956. 真珠に関する生化学的研究（第6報）あこやがいの色素(2) (Porphyride について)。日化誌，**77**：1702–1712。
谷口忠敬，1960. アコヤガイ内臓推出液によるメラニン様色素形成について。長崎大水産研究報告，**9**：91–95。
Tsujii, T., 1960. Studies on the mechanism of shell-and pearl-formation in mollusca. J. Fac. Fish., Mie Pref. Univ., **5**：1–70.
辻井　禎，磯野　治，1963. 貝殻及び真珠形成機序の研究. VII. 外套膜の組織呼吸，特に正常時と再生時について。J. Fac. Fish., Mie. Pref. Univ., **5**：1–7.
Young, C. M., 1953. The monomyarian condition in the lamellibranchia. Trans. Roy. Soc. Edin., **LXII**. part 11, 448–478.

Résumé

The activity of the tyrosinase in the mantle of the freshwater shellfish, *Cristaria plicata spatiosa* (Clessin) and pearl oyster, *Pteria* (*Pinctada*) *martensii* Dunker has been studied, using Warburg's manometric method and colorimetric methods. The results obtained from the experiments are as follows:

1. The activity of the tyrosinase in the mantle of freshwater shellfish was much greater than that of pearl oyster (Fig. 1 and 4).

2. As for the optimum pH, the enzyme of freshwater shellifish was pH 6.5–8.0, but pH 6.5 with pearl oyster. This value is exactly the same with the pH of the body tissues of each shellfish. Quite interesting this apparent correlation may be and the comparison of the two sets of data taken from at different time, from different shellfish, pearl oyster and freshwater shellfish and from different authors must be viewed with caution (Fig. 2 and 3).

3. In the shell-regeneration, the mantle in periostracum- and prismatic layer-formation showed a slight higher activity of tyrosinase than at the normal shell forming stage.

4. Of various portions of mantle, the activity of the tyrosinase in the central zone was the greatest and much smaller in the marginal zone.

Journal of Faculty of Fisheries,
Prefectural University of Mie,
Vol. 5, No 3, March 15, 1963.

スルメイカ内臓の酵素に関する研究

高　橋　　喬

Studies on the Viscera Enzymes of Cuttle-fish, *Ommastrephes sloani pacificus*

Takashi Takahashi

スルメイカは日本周辺の各地で漁獲される最も一般的なイカであって，その漁獲量も多く，わが国の水産資源中では重要なものの一つになっている。一般魚類にくらべて，スルメイカは魚体に対してかなり大きな内臓を有している。体重に対する内臓の重量比は季節によって異なるが，産卵期のものを除いては15〜20%であり，その内臓の60〜80%は肝臓で占められる（川田・高橋 1955，高橋 1960 a）。スルメイカ内臓の主成分は脂肪と蛋白質とであり，通常20〜30%の油分と16〜20%の粗蛋白質とを含んでいる（川田・高橋 1955，高橋 1960 a)。

スルメ，燻製などの製造に際して剔出除去されるこの内臓は，現在，スルメイカ肝油（以下単にイカ油と記す）の採取原料として利用され，更にその採油残滓からは飼料が製造されている。

イカ油の採取は1945年頃から始められたのであるが，その当時から現在に至るまで，自己消化法（大島1927）により採取されている。スルメイカ内臓の自己消化は内臓酵素の作用によって行なわれるものであるから，酵素の作用条件，諸性質についてもよく検討されていなければならない筈であるが，スルメイカ内臓の酵素に関する研究はきわめて少なく，大島ら（大島・板谷・里館 1930）が全内臓酵素として proteinase 及び amylase の存在を指摘した報告と，奈良（1958）が肝臓 proteinase の二三の作用条件について研究したものとがあるにすぎない。

スルメイカ内臓酵素の研究は，単にスルメイカを生化学的に究明するうえに必要であるばかりでなく，また内臓利用上の先決問題とも考えられる。

本研究においては，内臓諸器官に存在する amylase, esterase 及び proteinase の各作用条件，並びに肝臓 proteinase の性質について調べ，これらの研究結果に関連して自己消化による内臓の液化についても検討を加えた。

I. 内臓諸器官の Amylase

スルメイカ内臓諸器官，即ち胃，盲嚢及び腸，肝臓，並びに膵臓の amylase について，activity に対する pH, 温度の影響を検討した。

1. 試料並びに実験方法

試　料：新鮮なスルメイカ（1回の実験について10匹使用）の外套膜を切り開き，胃，盲

嚢及び腸，肝臓，膵臓を注意しながら取り出し，胃，腸の内容固形物を指先で軽く押し出して除去した。盲嚢は胃と腸との間にあって，胃とは大きな開口をもって，また腸とは小さな開口をもって通じているが，胃との境界はあまり明瞭ではない。盲嚢と腸との境界は判然としているが，腸は非常に小さく高等動物の直腸に相当する部分であるように思われたので，腸と盲嚢とを一緒にしたまま試験に供した。

酵素液の調製：上記各器官を等重量の海砂と共に乳鉢ですつぶし，2倍重量の87%グリセリンを加えて更にすりつぶした後，3倍量の水を加えて均一にし，30°Cで3時間抽出する。次に3,000回転で10分間遠心分離し，得た上層液を酵素原液とした。実験に際しては酵素原液を 0.1 M 食塩水で適宜に稀釈して使用した。

activity の測定法並びに表示法：0.05 N の緩衝液にとかした1.2%可溶性澱粉溶液 10 ml に酵素液 2 ml を加えて一定時間反応させた後，生成された還元糖を定量し，これから activity を求めた。

還元糖の定量は，Fehling 試薬により生じた亜酸化銅をヨードカリと作用させ，未反応のヨードカリをチオ硫酸ソーダ溶液で滴定する Fehling-Lehrman-Schoorl 法（荒木 1944）によって行ない，activity は滴定に要した0.1Nチオ硫酸ソーダ溶液の ml 数をもって表わした。

緩衝液：pH6.0からpH8.0までは燐酸塩緩衝液を，pH6.0以下は醋酸塩緩衝液を使用した。

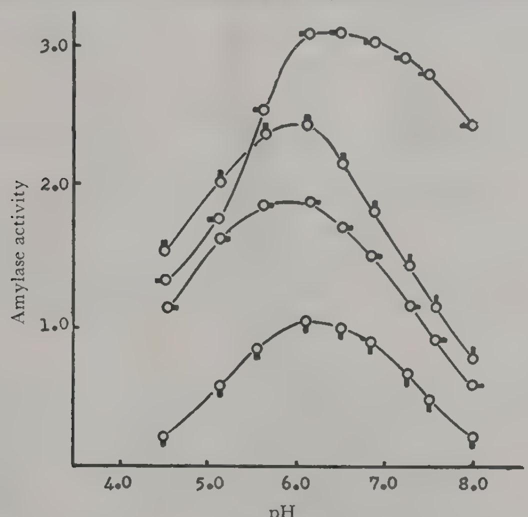


Fig. 1 The effect of pH on the enzymatic hydrolysis of starch by the extracts of the digestive organs.
O- stomach, ♁ blind sac and intestine, -O liver, ♀ pancreas.
Each organ was ground, extracted with 5 times weight of 35% glycerol aq. solution, and the extract was used as the enzyme solution after diluting with 4 times vol. of 0.1 M NaCl aq. solution. Two ml. of the enzyme solution was mixed with 10 ml. of 0.05 M phosphate or acetate buffer solution containing 1.2% soluble starch and incubated at 30°C for 20 hrs.. Reducing sugars produced were then measured according to the Fehling-Lehrman-Schoorl methord.
The amylase activity was expressed in terms of milliliters of 0.1 N $Na_2S_2O_3$ solution which was consumed for titrating the reaction mixture.

2. 実験結果及び考察

1) activity に及ぼす pH の影響

内臓諸器官に存在する amylase の澱粉糖化に及ぼす pH の影響を検討した。その結果を示すと Fig. 1 のようである。Fig. 1 は酵素原液を 5 倍に稀釈したものを酵素液として, 30°C で20時間基質に作用させた時の結果を示したものである。各酵素液の反応の至適 pH はいずれも 6.2 附近にあるが, これら酵素液によって示される activity-pH 曲線の形は必ずしも同一ではない。肝臓の amylase によって示される曲線の形は膵臓のそれと似ており, また胃の酵素液によって画かれる曲線の形は盲嚢及び腸のそれときわめて類似している。大島ら (大島・板谷・里館 1930) はスルメイカ全内臓抽出液を用いて澱粉糖化と pH との関係を調べているが, その至適 pH は 6.5 と報告している。また大島の著書 (1940 a) によれば, ROMIJIN はコウイカ及びヤリイカの胃, 肝臓, 膵臓に存在する各 amylase について検討し, その酵素反応の至適 pH はいづれも 6.7〜7.0 を示すことを報告している。これらのイカにくらべて, スルメイカ amylase の酵素反応の至適 pH はやや低いように思われる。

2) activity に及ぼす温度の影響

内臓諸器官の酵素原液を 5 倍に稀釈したものを酵素液として, pH6.2で 4 時間基質に作用させて, 澱粉糖化に及ぼす温度の影響を調べた。結果は Fig. 2 のようである。これらの amylase が示す activity- 温度曲線をみると, 前項で activity-pH 曲線について観察した場合と同様に, 胃に存在する amylase と盲嚢及び腸のamylase とは全く同一の形を示しており, また肝臓の amylase と膵臓の amylase とは共に同じ形を示している。酵素反応の至適温度は, 胃に存在する amylase, 盲嚢及び腸に存在する amylase では共に45〜50°Cで

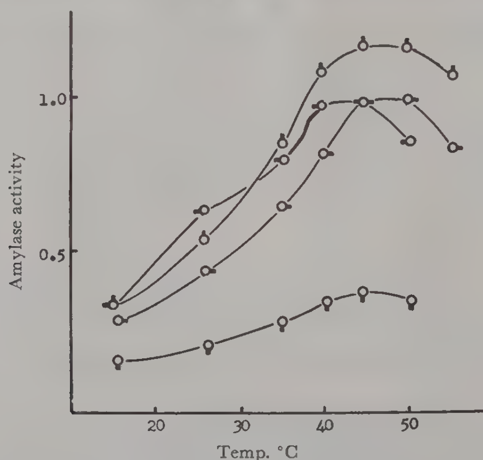


Fig. 2 The effect of temperature on the enzymatic hydrolysis of starch by the extracts of various organs.
o- stomach, ♁ blind sac and intestine, -o liver, ♀ pancreas.
The experimental procedure was the same as that in Fig. 1, except that the enzymatic reaction was carried out at pH 6.2 for 4 hrs. and at various temperature.
The expression of amylase activity was the same as that in Fig. 1.

あり，肝臓，膵臓に存在する各 amylase では 40〜45°C である。

activity に及ぼす pH 並びに温度の影響を検討した結果から，胃に存在する amylase は盲嚢に分泌される amylase に由来するもののようであり，また肝臓の amylase と膵臓の amylase とは同じものではないかと思われる。

Table 1 Comparison of amylase activity of the extracts from various organs.
The experimental procedure was the same as that in Fig. 1, except that the enzymatic hydrolysis was carried out at pH 6.2.
The expression of amylase activity was the same as that in Fig. 1.

Organ	Activity	Ratio of activity
Stomach	2. 00	1. 8
Blind sac & Intestine	2. 55	2. 3
Liver	3. 20	2. 9
Pancreas	1. 10	1. 0

次に各器官に存在する amylase の activity を比較すると Table 1 のようである。Table 1 は，酵素原液を 5 倍に稀釈したものを用いて，各々の至適 pH で 30°C において20時間基質に作用させた時の結果に基づいて activity を比較したものである。これによると，肝臓 amylase の activity が最も高く，以下盲嚢及び腸，胃，膵臓の各 amylase の順に低くなっている。

II. 内臓諸器官の Esterase.

一般に狭い意味での esterase は低級脂肪酸のアルコールエステルの加水分解を促進する酵素であり，lipase とはいわゆる中性脂肪の加水分分解を促進する酵素である。もっとも両者の基質特異性は厳密なものではないが，内臓諸器官は esterase に富むかあるいは lipase を多く含むかを検討したところ，Table 2 の結果を得た。この表に示すように，これら諸器官の酵素はいづれも単純エステルよりもトリブチリンに強く作用する。しかしながらオリーブ油に対してはその分解力は著しく弱いことが判明した。したがってスルメイカ内臓諸器宮

Table 2 Enzymatic hydrolysis of various substrates by the extracts of the digestive organs.
The preparation of the extract of each organ was the same as that in Fig. 1.
One ml. of the extract was added to the mixture of 10 ml. of polyvinyl alcohl-emulsified substrate and 5 ml. of 0.066 M phosphate buffer solution (pH 7.1).
The reaction mixture was incubated at 30°C for 4 hours. At the end end of the incubation time, 10 ml. of a 1 : 1 ether-aceton solution was added to stop the reaction and break the emulsion, and then the solution was titrated with 0.1 N KOH solution.
Esterase activity was expressed in terms of milliliters of 0.1 N KOH solution consumed for titrating the solution.

Organ \ Substrate	Activity		
	Buthyl-acetate	Tributyrin	Olive oil
Stomach	0. 62	1. 25	0. 20
Blind sac & Intestine	1. 45	2. 78	0. 20
Liver	1. 54	2. 85	0. 08
Pancreas	1. 30	2. 70	0. 20

はいづれも esterase を多く含んでいるように考えられるので，ここでは狭義の esterase について，activity に及ぼす pH または温度の影響を検討した。

1. 試料並びに実験方法

試料及び酵素液の調製：amylase の研究の場合と同様に，スルメイカから胃，盲嚢及び腸，肝臓，膵臓をとり出し，前記と全く同じ操作で酵素液を調製した。

activity の測定法及び表示法：基質10 ml（1.0%ポリビニールアルコール溶液に，濃度が 0.1 M となるように酢酸ブチルを加えて調製した乳液）に緩衝液 5 ml 及び酵素液 1 ml を加え，手で激しく振盪した後一定時間反応させ，これに10 ml のアセトン・エーテル混液（1：1）を加えて反応を停止させ約10分間放置した後，フェノールフタレインを指示薬として0.1 N アルコール性苛性カリ溶液で滴定する。なお対照は最初基質を加えず主実験と同様に操作し，反応停止後基質を加えて主実験と同様に処理し，その値を主実験値より差し引いた。そして中和に要した 0.1 N アルコール性苛性カリの滴定数をもって activity を表わした。

緩衝液：pH 8.0 以上では 0.1 N アンモニウム塩緩衝液を，pH 8.0 以下では 0.66 M 燐酸塩緩衝液を用いた。

2. 実験結果及び考察

1) activity に及ぼす pH の影響

各器官の酵素原液を 4 倍に稀釈したものを酵素液として，activity に対する pH の影響を検討した。Fig. 3 は 30°C で20時間基質に作用させた時の結果である。この図の示すように，諸器官 esterase の activity の間には，器官による高低の差がみられるが，pH の影響はい

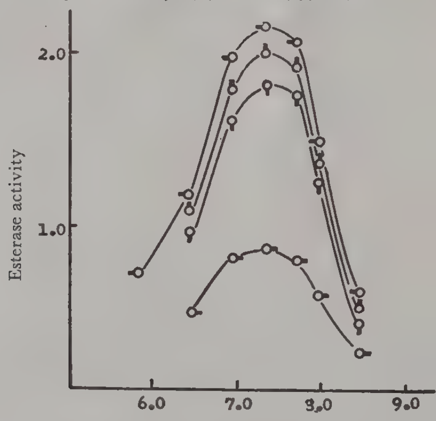


Fig. 3 The effect of pH on the enzymatic hydrolysis of buthyl-acetate by the extracts of the digestive organs.
O- stomach, ♁ blind sac and intestine, -O liver, ♀ pancreas.
The preparation of the extract was the same as that in Fig. 1. The extract was used as the enzyme solution after diluting with 3 times vol. of 0.1 M NaCl aq. solution.
The experimental procedure was the same as that in Table 2, except that the enzymatic reaction was carried out at various pH values for 20 hrs..
The expression of esterase activity was the same as that in Table 2.

づれの esterase においても全く同一である。即ち酵素反応の至適 pH はいづれも 7.4 附近にみられ，これよりアルカリ性側では，酸性側におけるよりも activity の低下が激しい。前報（高橋 1960 b）において，スルメイカ肝臓酵素液のトリブチリン分解に及ぼす pH または温度の影響を検討し，酵素反応の至適 pH，温度は各々7.5〜7.8，30°C附近にあることを述べた。基質が相違すると酵素の作用力は異なってくるが，activity に及ぼす pH の影響はほとんど同じである。大島（1940 b）の著書によると，Romijn はコウイカ，ヤリイカ，ジャコウタコの各肝臓及び膵臓の酵素について，トリブチリン分解に及ぼす pH の影響を検討し，その至適 pH は各肝臓酵素とも6.0，また膵臓酵素ではいづれも6.4にみられるとしているが，これらにくらべると，スルメイカ各器官の esterase は比較的に高い pH 域に酵素反応の至適 pH をもつように考えられる。

2） activity に及ぼす温度の影響

上記各器官 esterase の activity に及ぼす温度の影響を検討し，Fig. 4 の結果を得た。

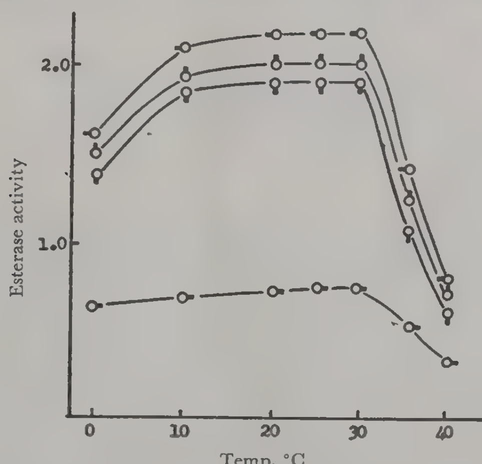


Fig. 4 The effect of temperature on the enzymatic hydrolysis of buthyl-acetate by the extracts of various organs.
O- stomach, ♁ blind sac and intestine, -O liver, ♀ pancreas.
The experimental procedure was the same as that in Table 2, except that the enzymatic reaction was carried out at pH 7.5 at various temperature for 20 hrs..
The expression of esterase actvity was the same as that in Table 2.

Fig. 4 は酵素原液を 4 倍に稀釈したものを酵素液として，pH 7.5 において 20 時間基質と反応させた時の結果である。この図に示したように，activity に及ぼす温度の影響はいづれの esterase においても全く同じである。酵素反応の至適温度は 30°C 附近にみられるが，10°C から 30°C までの間では酵素はよく作用し，activity はほとんど変らない。0°C においても activity はやや低下するだけである。このように30°Cより低温では温度の影響は少ないが，30°Cより高温では，温度が上昇するにしたがって，activity は急激に低下し，35°C では約½に，また40°Cでは約⅓に低下している。

次に上記各器官 esterase の activity を相互に比較すると Table 3 のようである。これは

Table 3 Comparison of esterase activity of the extracts from the digestive organs.
The experimental procedure was the same as that in Table 2, except that the enzymatic hydrolysis was carried out at pH 7.5 at 30°C for 20 hours.
The expression of esterase activity was the same as that in Table 2.

Organ	Activity	Ratio of activity
Stomach	0.82	0.4
Blind sac & Intestine	2.00	1.1
Liver	2.21	1.2
Pancreas	1.85	1.0

各酵素原液を4倍に稀釈したものを，pH 7.4，30°Cで20時間基質に作用させた結果に基づいて，activity を比較したものである。activity は肝臓の esterase が最も高く，次いで盲嚢及び腸，膵臓，胃の各 esterase の順に低くなる。前三者の activity はほぼ同一で大差がみられないが，胃の esterase だけはきわめて低い activity を示し，その値は前三者の½にも達していなかった。

III. 内臓諸器官の Proteinase

スルメイカの胃，盲嚢及び腸，肝臓，膵臓に存在する proteinase について，activity に及ぼす pH，または温度の影響を検討した。

1. 試料並びに実験方法

試料及び酵素液の調製：新鮮なスルメイカから胃，盲嚢及び腸，肝臓，及び膵臓を取り出し，これらの器官をすりつぶした後，前に述べた方法によって酵素液を調製した。

activity の測定法並びに表示法：activity はカゼイン Folin 呈色 A 法，またはヘモグロビン Folin 呈色法によって測定した（萩原 1956）。即ち 0.6% 基質溶液 5 *ml* に酵素液 1 *ml* を加えて反応させた後，0.44 M 三塩化醋酸溶液 5 *ml* を加えて未消化蛋白質を濾別し，濾液中の分解生成物の濃度を Folin 呈色法で測定し，これから activity を求めた。

activity の表示は基質 0.5%の反応液中で1分間にチロシン1γ相当量の Folin 呈色を示す非蛋白性物質を生成するような activity を1 proteinase unit として，便宜上酵素原液 1 *ml* 当りに換算した unit activity で表わした。

緩衝液及び基質溶液：カゼインを基質とした場合の緩衝液は，pH 8.0 以上には 0.05 M アンモニウム塩緩衝液，pH 5.5～7.8 には 0.05 M 燐酸塩緩衝液，pH 2.0～3.5 には 0.05 M 乳酸溶液，pH 2.0 以下では少量の食塩を含む 0.05 M 塩酸溶液を使用し，ヘモグロビンを基質とした場合には，pH 6.0～8.0 では 0.05 M 燐酸塩緩衝液，pH 3.0～6.0 では 0.05 M 醋酸塩緩衝液を使用した。

基質としては主にカゼインを用いたが，カゼインを上記緩衝液と共に加熱し，溶解後各緩衝液の0.6%溶液として使用した。カゼインは pH 4 附近から5.2附近までの間では溶液として使用出来ないので，肝臓 proteinase の検討にはヘロググロビンをも併用した。ヘモグロビンは尿素変性後，上記緩衝液の0.6%溶液として用いた。

2. 実験結果及び考察

1) 各器官の proteinase の activity と pH との関係

内臓諸器官 proteinase について，30°Cで20時間カゼインに作用させた時の activity と pH との関係を調べた。その結果は Fig. 5 に示すようである。使用酵素液は，膵臓では酵素原液を150倍に，その他の器官ではいづれも450倍に各々稀釈したものを実験に供した。

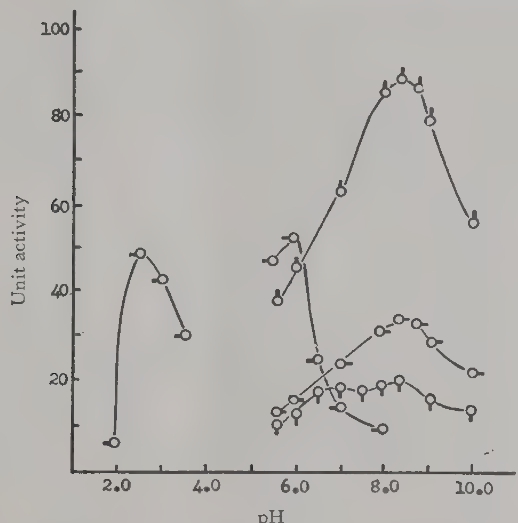


Fig. 5 The effect of pH on the proteolytic activity of the extracts of various organs.
O- stomach, ♂ blind sac and intestine, -O liver, ♀ pancreas.
The preparation of the extract was the same as that in Fig. 1. The extract was used as the enzyme solution after diluting 1 : 150 with 0.1 M NaCl aq. solution for the pancreas, and 1 : 450 for the other organs.
One ml. of the enzyme solution was added to 5 ml. of buffer solution containing 0.6% casein and incubated at 30°C for 20 hrs.. At the end of the incubation time 5 ml. of 0.44 M trichloroacetic acid was added to the reaction mixture, and the precipitated protein was removed by filtration, and the amount of protein hydrolysate in the filtrate was measured according to the colorimetric method with the phenol reagent of Folin.
The proteolytic activity was expressed in terms of Unit activity which was defined as the proteinase units per ml. of the original extract. One proteinase unit was defined as activity which libereated per minut the hydrolyzated products of protein which give the same Folin-color as γ of tyrosine.

肝臓 proteinase 以外の proteinase においては，その作用 pH 域は6.0附近から10.0附近までであるが，アルカリ性側でよく作用し，酵素反応の至適 pH は8.3前後にみられる。膵臓 proteinase ではこのほかに6.5〜7.5附近にも至適 pH があるようだが，それ程顕著ではない。胃 proteinase の作用は，pH 3.5以下においてはほとんどみられないが，酵素の抽出法を変え稀塩酸抽出を行なった場合でも，やはり3.5以下の pH 域ではその作用がみられない。したがってスルメイカの胃には pepsin 系酵素が存在しないように考えられる。肝臓 proteinase は前三者と異なり酸性側でよく作用する。しかもその酵素反応の至適 pH は2.5附近と5.0〜6.0とに明らかに二つみられる。

さらに pH と activity との関係を詳細に検討するため作用時間をいろいろ変えて調べたところ，肝臓 proteinase 以外のものにおいては，activity に及ぼすpHの影響は作用時間を

変えても全く変らなかったが，肝臓 proteinase では作用時間の長短によって activity と pH との関係がかなり異なることが判明した。これについては項をあらためて述べる。

2) activity に及ぼす温度の影響

上記各器官の proteinase について，各々の至適 pH で activity と温度との関係を検討した。Fig. 6 はカゼインに 3 時間反応させた時の activity- 温度曲線を示したものである。使用酵素液は膵臓 proteinase では酵素原液を 150倍に，その他の proteinase では 300 倍に各々稀釈して使用した。3 時間における酵素反応の至適温度は，膵臓 proteinase では42°C附近，胃，盲嚢及び腸では共に48°C附近にみられた。また肝臓 proteinase では，pH 2.5 においては 40°C に，pH 6.0 では 50°C にその至適温度がみられた。

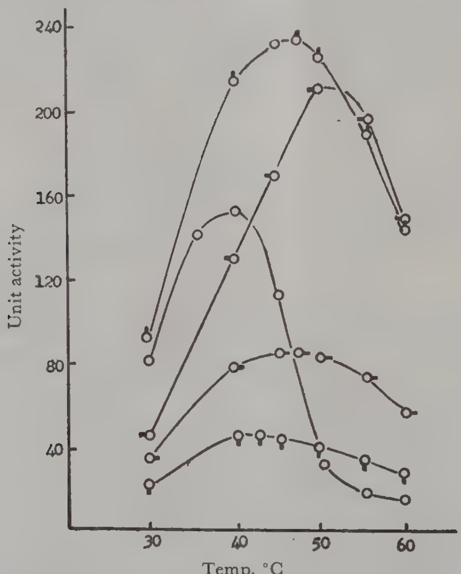


Fig. 6 The effect of temperature on the proteolytic activity of the extracts of various organs.
O- stomach (at pH 8.0), blind sac and intestine (at pH 8.0), -O liver (at pH 6.0), ○ liver (at pH 2.5), ♀ pancreas (at pH 8.0).
The experimental procedure was the same as that in Fig. 5, except that the enzymatic reaction was carried out at various temperature for 3 hrs..
The expression of proteolytic activity was the same as that in Fig. 5.

3) 肝臓 proteinase の activityと pH との関係

前項においては肝臓 proteinase の activity と pH との関係は反応時間の長短によって異なることを 指摘したが， この点を検討した結果を 図示すると Fig. 7, Fig. 8 のようである。Fig. 7 は肝臓 proteinase を 30°C で 20 分間， 4 時間及び 20時間カゼインに作用させた時の各 activity- pH 曲線を示したものであり，Fig. 8 は肝臓 proteinase を 30°C で 20 分間，及び 20時間ヘモグロビンに作用させた時に示す各々の activity- pH曲 線をかかげたものである。

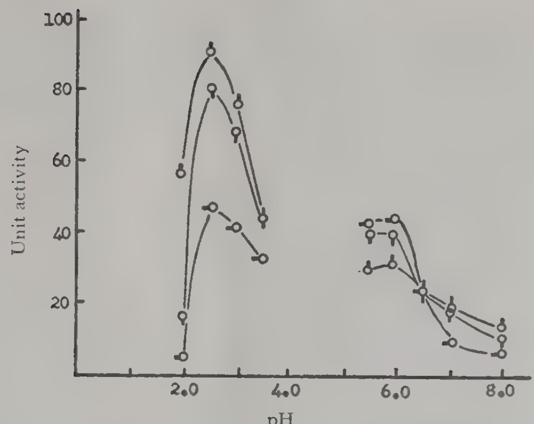


Fig. 7 proteolytic activity-pH curve for the enzymatic hydrolysis of casein by the liver extract.
reaction time: ♂ 20 minutes, ♀ 4 hours, -O 20 hours.
reaction temperature: 30°C.
The experimental procedure and the expression of proteolytic activity were the same as those in Fig. 5.

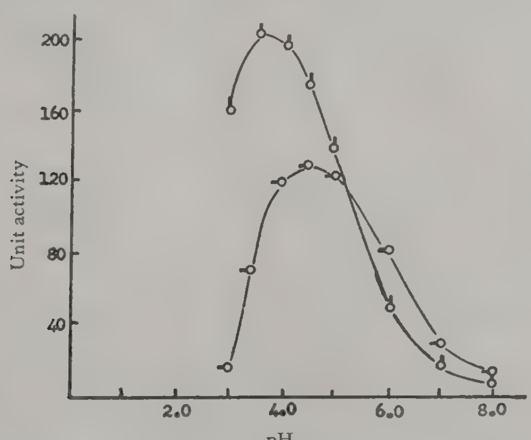


Fig. 8 Proteolytic activity-pH curve for the enzymatic hydroiysis of denatured hemoglobin by the liver extract.
reaction time: ♂ 20 minutes, ♀ 20 hours.
reaction temperature: 30°C.
The experimental procdure was the same as that in Fig. 5, except that denatured hemoglobin was used instead of casein as a substrate.
The expression of proteolytic activity was the same as that in Fig. 5.

同一の基質，同一の pH でも，作用時間が相違すれば，各時間において示される activity もまた相違することは当然考えられるところであるが，スルメイカの肝臓 proteinase においては，作用時間と activity との関係が pH 域によって全く逆になっている。即ちカゼイ

ンを基質に用いた場合には，3.5 以下の pH 域と 6.5 以上の pH 域とでは作用時間の延長にともない activity は漸減するが，pH 5.2〜6.5 の範囲では作用時間の延長にしたがって activity は高くなる。（カゼイン基質では4.0附近から5.2附近までの pH 域における実験は出来ないので不明であるが，Fig. 7 の結果から作用時間の延長とともに activity が高くなる pH 域はもっと広範囲にわたるものと思われる。）

またヘモグロビン基質では，5.0 以下の pH 域では作用時間の延長にともなって activity は低くなるが，5.0 以上の pH 域では activity は高くなる。

前項で肝臓 proteinase の activity と温度との関係を検討した結果と，いまここで述べた activity と pH との関係を調らべた結果とから考えると，スルメイカ肝臓には，少なくとも二種類の proteinase 即ちカゼインに対して 5.0〜6.0 に至適 pH をもつ proteinase と 2.5 に至適 pH を示す proteinase とが存在するように考えられる。そして酵素反応の至適温度は，前者においては 50°C であり，後者にあっては 40°C である。

4）肝臓 proteinase の activity と反応時間との関係

カゼインを基質とした場合，5.2〜6.5の pH 域においては，反応時間の延長にともなって tactivity が漸次高くなることを観察したが，この点を更に検討した。Fig. 9 は肝臓 proteinase を pH 6.0 で 30°Cにおいてカゼインに作用させた時の結果で，縦軸に加水分解物の量を吸光係数をもってあらわし，横軸に経過時間をとって，加水分解と反応時間との関係を示したものである。

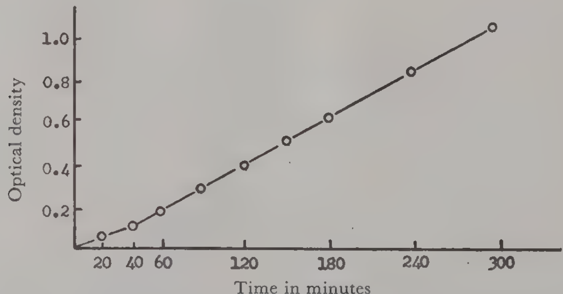


Fig. 9 Time curve of enzymatic hydrolysis of casein by the liver extract.
The experimental procedure was the same as that in Fig. 5, except that the hydrolysis was carried out at pH 6.0 for 5 hrs..
The extent of the hydrolysis was observed by measuring the optical density of the blue color which was appeared by the reaction between the hydrolyzated products of protein and the phenol reagent of Folin.

この結果からも知られるように，反応開始後40分頃から急激に分解生成物の量が増加している。Fig. 9 の結果にもとづいて，反応時間の各時間間隔における単位時間（1分間）当りの unit activity を求めると，Table 4 に示す結果が得られた。この表にみられるように，肝臓 proteinase の activity は反応開始後40分から60分までの20分間において急激に高くなり約1時間後には，反応初期に示す activity の約1.6倍まで高くなる。そしてそれ以後においては，activity は変化しないことが観察された。

Table 4 The relation between proteolytic activity of the liver extract and the reaction time.
The expression of proteolytic activity was the same as that in Fig. 5.
The proteolytic activity was calculated from the results obtained in Fig. 9.

Reaction time, min.	Unit activity	Ratio of unit activity
0 ～ 20	31.6	1.0
20 ～ 40	31.6	1.0
40 ～ 60	46.6	1.4
60 ～ 90	50.1	1.6
90 ～ 120	51.2	1.6
120 ～ 180	50.3	1.6
180 ～ 240	50.6	1.6
240 ～ 300	50.5	1.6

3. 考　　察

スルメイカの胃の抽出液は，3.5以下のpH域ではほとんど蛋白分解作用を示さないのであるが，胃にはpepsin系酵素は存在せず，胃のproteinaseは盲嚢に分泌されるproteinaseに由来するものと考えられる。

その主な理由として

① スルメイカの胃は魚類の胃と異なり極めて薄い膜の袋状をしていて，その一端は食道と連らなり他端は盲嚢と連らなっている。そして盲嚢は常に粘稠な液汁で満されていて，ここには肝液及び膵液を分泌する輸胆管が開口しているが，胃と盲嚢とは大きな開口をもって連らなっていて，その境界はあまりはっきりしていない。

② proteinaseにおいてだけでなく，前項（I. II）で述べたようにamylaseにおいても，

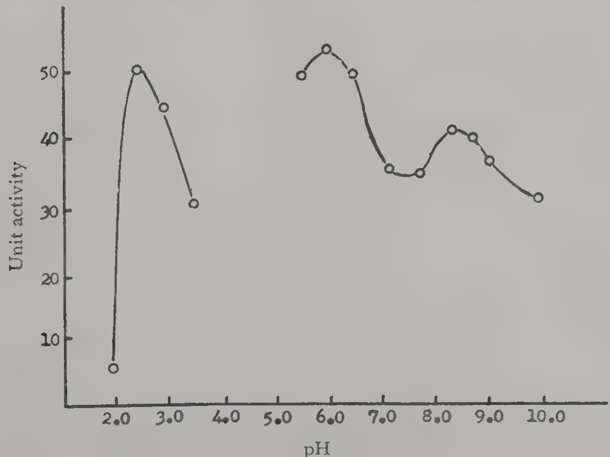


Fig. 10 The effect of pH on the proteolytic activity of the extract of the viscera.
The preparation of the extract was the same as that in Fig. 1, except that that the vicera was used instead of the each organ as a sample. The extract was used as the enzyme solution after diluting 1 : 300 with 0.1 M NaCl aq. solution.
The experimental procedure and the expression of proteolytic activity were the same as those in Fig. 5.

また esterase においても，胃に存在するものと盲嚢に存在するものとでは，各酵素の作用条件が全く同一である。

以上のことがあげられるが，これらのことから，胃に存在する消化酵素は盲嚢に分泌される酵素に由来するものと推察される。

大島ら（大島・板谷・里館，1930）は，スルメイカの全内臓抽出液をペプトン及びカゼインに作用させた結果，全内臓中に，至適 pH 5.2，至適温度 50°C をもつ proteinase が存在することを指摘している。著者が全内臓抽出液をカゼインに作用させて得た activity-pH 曲線を示すと Fig. 10 のようであり，酵素反応の至適 pH は2.5，5.0～6.0，及び8.3にみられる。そしてこれらの至適 pH における至適温度は各々40°C，50°C，及び 48°Cであったが，本項に述べた実験の結果をも考え合わせると，大島の指摘した酵素は肝臓に存在する proteinase と同一のものであろうと考える。

また奈良（1958）は肝臓に存在する proteinase の至適 pH はカゼインに対し 5.0，ヘモグロビンに対しては3.2で，その至適温度は前者では50°C，後者では40°Cを示すことを報告し，その解釈として肝臓中に二種類の proteinase が含まれるのか，或は同一 proteinase の基質特異性であるのか不明であるとしているが，奈良はカゼイン基質を用いた場合，4.5 以下の pH と activity との関係については未検討であり，二種類の proteinase を互に異った基質を用いて観察しているように思われる。同一酵素が基質の種類によって異なった至適 pH を示すことがあっても，その至適温度まで相違することはあまり考えられないところであって，著者には肝臓中に二種類の proteinase が存在しているように思われる。奈良の指摘するヘモグロビンに対し至適 pH 3.2，温度 40°C を示す proteinase は，カゼインに対し至適 pH 2.5，温度 40°C を示す proteinase と同一のものであろうと思われる。

Table 5 Optimal pH, optimal temperature, and proteolytic activity for casein hydrolysis by liver extracts from various sources.
Proteolytic activity was calculated from the results obtained in the experiment which was carried out at 30°C for 1 hour and at the optimal pH for each extract.

Source		Optimal pH	Optimal temp.	Unit activity
			°C	
Scomber japonicus	マサバ	2.5 6.0	45 50	2.5 0.4
Seriola quinqueradiata	ブリ	2.5 5.0 – 6.0	40 50	4.4 1.3
Trachurus japonicus	マアジ	2.5 6.0	45 50	4.8 2.8
Kareius bicoloratus	イシガレイ	2.5 6.0	45 50 – 55	7.0 2.3
Theragra chalcogramma	スケソウダラ	2.0 – 2.5 7.0	40 35 – 40	2.1 0.8
Katsuwonus vagans	カツオ	3.0 6.0 – 6.5	40 – 45 50	4.2 2.8
Sepia esculento	コウイカ	2.0 – 2.5 5.5 – 6.0	30 50 – 55	52.0 27.0
Octopus vulgaris	マダコ	2.5 – 3.0 5.0 – 6.0	30 50	246.4 95.0
Ommastrephes sloani pacificus	スルメイカ	2.5 5.0 – 6.0	40 50	91.4 38.0

一般魚類の肝臓中に，カゼインに対して，2.5というような低い pH 域でよく作用する proteinase が存在することを，指摘した報告はあまりみあたらない。もっともヘモグロビンに対して3.5附近に至適 pH をもつ proteinase が，魚類の肝臓中に存在することを，明らかにした報告 (SIEBERT 1957) があるので，カゼインに対して，2〜3附近の pH 域で，よく作用する proteinase が存在することは予想に難くないところであるが，この点を検討したところ，Table 5 のような結果を得た。この表からも知られるように，魚類肝臓中にも少なくとも二種類の proteinase が存在するようであり，その一つは 2.5〜3.0 に至適 pH をもつ proteinase であるように考えられる。このような低い pH 域で作用する proteinase はスルメイカの肝臓だけに存在しているわけではないが，スルメイカ肝臓中に存在するものは，魚類肝臓中に存在するものよりも5〜10倍高い activity を示すことが判明した。

Table 6　Comparison of proteolytic activity of the extracts from the digestive organs. The experimental procedure was the same as that in Fig. 5, except that the enzymatic hydrolysis was carried out at 30°C for 20 hrs. and at the optimal pH for each extract. The expression of proteolytic activity was the same as that in Fig. 5.

Organ	Unit activity	Ratio of unit activity
Stomach	36.8	1.6
Blind sac & Intestine	90.6	3.8
Liver at pH 2.5	53.7	2.3
at pH 6.0	60.7	2.5
Pancreas	23.9	1.0

最後にスルメイカ内臓諸器官 proteinase の activity を比較すると Table 6 のようである。これは各 proteinase の至適 pH において，30°C で20時間カゼインに作用させた時の結果に基づいて，各々の activity を求めたものである。盲嚢及び腸の proteinase が最も高い activity を示し，肝臓がこれにつぎ，胃，膵臓の順に低くなっている。

IV. 肝臓 Proteinase の諸性質

前項 (III) においてスルメイカ肝臓に二種類の proteinase, 即ち至適 pH を 2.5 と 5.0〜6.0とにもつものが存在するように考えられるこを述べた。2.5に至適 pH をもつ proteinase は今までにその存在が知られていなかったものである。また 5.0〜6.0 に至適 pH をもつ proteinase は，既に述べたように，大島らがスルメイカ全内臓の proteinase として指摘したものと同一のものと考えられるのであるが，大島 (1940 C) はその著書において，スルメイカ内臓中に pH 5.2，温度 50°C で酵素反応の最適を示すトリプターゼ（大島は trypsin 様酵素の意味に使用している）が存在することを記載している。しかしながらこの proteinase がトリプターゼであることを証明または推定した報告には未だ接していない。

本実験においては，精製酵素液を用いて proteinase の諸性質を検討し，これら proteinase がともに cathepsin 系酵素であることを推定し得る事実を得たので，次にその結果について述べる。

1. 酵素液の精製並びに実験方法

酵素液の精製：酵素の性質を調べるためにはなるべく不純物が少ない酵素液を使用した方

がよいので，種々検討した結果次のような方法にしたがって酵素液を精製した。

1) 乳鉢ですりつぶした肝臓 190 g に水 570 *ml* を加え，よく攪拌して室温に1時間放置する。(粗抽出液)

2) 粗抽出液を攪拌しながら 6.3 N 硫酸を加え pH 3.7 とする。これを 35°C の温浴中に浸し，2時間加温（時々攪拌する）後 pH を 3.8 に調節してトルオール 50 *ml* を添加した後，これを 30°C に 24 時間保ち自然濾過して 455 *ml* の透明液を得る。(酸性抽出液)

3) 次に酸性抽出液に硫安を加えて 0.6 飽和（Osborne の飽和度）とし，濾別して沈澱を集め，これを水にとかし 230 *ml* の溶液を得る。

4) この溶液に再び硫安を加えて，0.3 飽和から 0.6 飽和までの間でおちる沈澱を集め水でとかし 180 *ml* の水溶液を得る。

5) これを 0°C で 24時間蒸溜水に透析し，生じた沈澱を遠心分離して除き 207 *ml* の透明液を得る。

この透明液を酵素原液として次の実験に供したが，各段階における酵素の純度を示すと Table 7 のようである。

Table 7 Partial purification of the proteolytic enzymes of the cuttle-fish liver.

1) The ground liver was stirred with 3 times weight of distilled water, kept at room temperature for 1 hour. (crude extract)

2) The crude extract was adjusted to pH 3.7 with 6.3 N H_2SO_4 solution and incubated at 38°C for 2 hours. At the end of the incubation time toruol was added to the extract and was then kept at 30°C for 24 hours, and removed the solid by filtration. (acid extract)

3) To the acid extract ammonium sulfate was added until 60% saturation, and the precipitate was collected by filtration and dissolved in distilled water.

4) Ammoniunm sulfate was added to this solution, and the material which was precipitated between 30–60% saturation was collected and then dissolved in distilled water.

5) The resulting solution was dialyzed against distilled water at 0°C for 24 hrs., and insoluble matter removed by centrifuging. The supernatant was used as the enzyme solution.

The estimatin procedure of activity was the same as that in Fig. 5, except that the enzymatic reaction was carried out at 30°C at pH 2.5 or 6.0 for 20 minutes.

The proteolytic activity was expressed in terms of Unit activity which was defined as proteinase units per ml. of the supernatant.

Total ativity: The product of the proteinase units (see Fig 5) and the volume of the enzyme solution.

Fraction	Content of protein, mg./ml.	Total activity, proteinase uints		Specific activity	
		at pH 2.5	at pH 6.0	at pH 2.5	at pH 6.0
Crude extract	13.2	53,920	16,570	7.0	2.2
Acid extract	1.6	37,720	16,380	50.8	29.8
30–60% AS (before dialysis)	2.6	22,260	14,440	47.6	30.8
30–60% AS (after dialysis)	1.6	16,560	10,930	50.0	33.0

Specific activity: Proteinase units per Protein mg.

肝臓中には二種類の proteinase が含まれるように考えられるので分離精製を試みたが，分離は出来なかった。したがって上記の透明液を使用して実験を進めたのであるが，この酵素液のカゼイン分解に対する至適 pH は 2.5 及び 5.0〜6.0 にみられ，activtyと pH との関係

は前項で述べた結果と全く同一であった。

activity の測定法及び表示法：activity の測定法はカゼイン Folin 呈色 A 法を採用し，activity の表示は酵素原液（透析遠心透明液）1 *ml* 当りの proteinase unit 即ち unit activity で表わした。

2. 実験並びに結果

酵素活性に及ぼす pH，温熱，諸種還元性物質，金属イオン，並びに SH 試薬の影響を検討した。

1） 酵素に対する pH の影響

前項（III）においては proteinase の作用条件として activity に及ぼす pH の影響を調べたのであるが，ここでは酵素自体に及ぼす pH の影響，即ち酵素の安定性と pH との関係を検討した。

酵素原液 5 *ml* に pH 値の異なる緩衝液 5 *ml* を加え，塩酸または苛性ソーダで pH を調整後，0.1M 食塩水を加えて 5 倍まで稀釈してpH 2 から 8 までの各酵素液を作り，これを30°C に24時間放置する（トルオール添加）。次にこれを中和後 0.1 M 食塩水で10倍（対酵素原液）まで稀釈した後，その 1 *ml* をとり pH 2.5 または 6.0 で，30°C，20分間カゼインに作用させて activity を測定し，酵素の安定性と pH との関係を検討した。

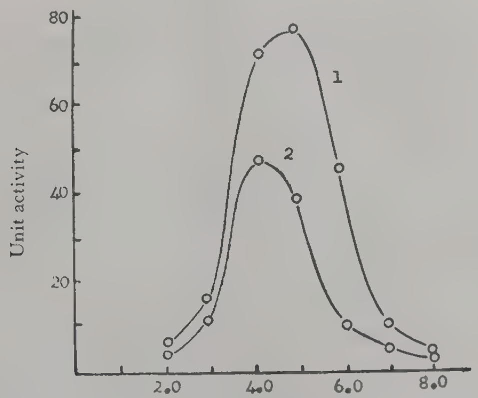


Fig. 11 Stability of the liver proteinase in acid, and neutral solution.
1 : The enzyme exhibits an optimal action on casein at pH about 2.5.
2 : The enzyme exhibits an optimal action on casein at pH 5.0 to 6.0.
The preparation of the enzyme solution was the same as that in Table 7.
Five ml. of the enzyme solution was added to 20 ml. of buffer solution and kept at 30°C for 24 hrs. At the end of the incubation time 25 ml. of 0.1M NaCl solution was added to the solution, and 1 ml. of the resulting mixture was used for the experiment.
The estimation procedure of proteolytic activity was the same as that in Table 7.

結果は Fig. 11 に示す通りで，2.5 に至適 pH をもつ proteinase の安定な pH 域は 4.0～5.0 附近であり，また 5.0～6.0 に至適 pH をもつ proteinase の安定な pH 域は 4.0 附近であることを観察した。

2) 酵素に対する温熱の影響

温熱の肝臓 proteinase に対する破壊作用について検討した。

酵素原液 5 *ml* に醋酸塩緩衝液 (0.1 M) を 5 *ml* 加えて pH 4.1となし，これを各温度で 30 分間加熱し水で急冷後 0°C に 1 夜放置する。沈澱があるものはこれを除いた後 0.1 M 食塩水で適宜稀釈し，その 1 *ml* をとって pH 2.5 または 6.0 で，30°C，20 分間カゼインに作用させて activity を測定した。

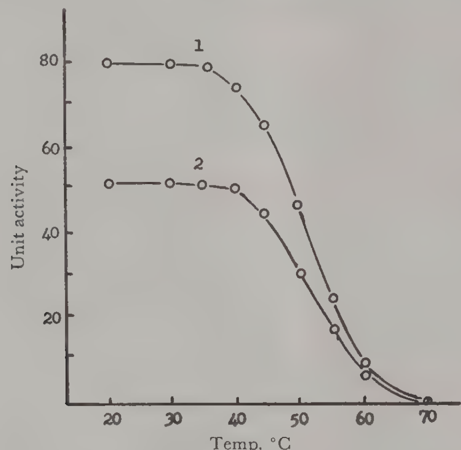


Fig. 12 Heat-Inactivation of the liver proteinase.
1 : The enzyme exhibits an optimal action on casein at pH about 2.5.
2 : The enzyme exhibits an optimal action on casein at pH 5.0 to 6.0.
The preparation of the enzyme solution was the same as that in Thble 7.
The mixture consisting of 5 ml. of the enzyme solution and 5 ml. of the acetate buffer solution (pH 4.1), was incubated at various temperature for 30 minutes, and was then kept at 0°C for 24 hrs.. One ml. of the solution was used for the experment.
The estimation procedure was the same as that in Table 7.

Fig. 12 はその結果であるが，温熱の影響は 40°C 附近からあらわれ，45°C 以上になると急激な温熱の破壊作用がみられる。温熱による影響は両 proteinase とも全く同様な傾向を示し，45°C，30 分加熱によって activity はともに 10～15％ 減少し，50°C，30 分加熱では activity は約40％減少し，60°C，30分加熱においては約90％減少している。

3) 酵素に対する還元剤の影響

activity に及ぼす還元剤の影響を検討した。適宜に稀釈した酵素液に還元剤を添加し30°C に 2 時間保つた後，これをpH 2.5 または 6.0 において 30°C で 20 分間カゼインに作用させて activity を測定した。還元剤としては NaCN, Cysteine, ascorbic acid, glutathione を使用し，反応液中の濃度を，NaCN では 1×10^{-2}M ～ 1×10^{-4}M, cysteine では 1×10^{-3}M ～ 1×10^{-5}M, ascorbic acid では 1×10^{-3}M, 1×10^{-4}M, glutathione では 1×10^{-3}M とした。

結果は Table 8 に示す通りである。これらの還元剤によって二種類の proteinase はともに活性化される。還元剤の種類や添加濃度が相違すれば，活性化される度合は当然異なって

Table 8　The effects of the reducing agents on the activity of the liver proteinase.
The supernatant (see Table 7) was used as the enzyme solution after diluting with 9 times vol. of 0.1 M NaCl aq. solution. One ml. of the enzyme solution was added to 1 ml. of the following reducing agents: NaCN, cysteine, ascorbic acid, and glutathione. The mixture was incubated at 30°C at pH 5.0–6.0 for 2 hours. One ml. of the resulting mixture was added to 5 ml. of 0.6% casein solution and incubated at 30°C at pH 2.5 or 6.0 for 20 minutes, and then the amount of the protein hydrolysate was measured according to the colorimetric method with the phenol reagent of Folin.
The expression of the activity was the same as that in Table 7.

Reducing agent	Concentration of reducing agent, M	Proteolytic activity			
		Unit activity		as % of Control	
		at pH 6.0	at pH 2.0	at pH 6.0	at pH 2.5
NaCN	1×10^{-2}	210.6	148.8	405	186
	1×10^{-3}	138.8	120.8	267	151
	1×10^{-4}	77.4	105.6	149	132
Cysteine	1×10^{-3}	320.3	168.8	616	211
	1×10^{-4}	205.9	144.0	396	180
	1×10^{-5}	122.2	121.6	235	152
Ascorbic acid	1×10^{-3}	171.6	248.0	330	310
	1×10^{-4}	115.0	164.0	221	205
Glutathione	1×10^{-3}	200.7	138.4	386	173
Control	—	52.0	80.0	100	100

くるが，同一還元剤を同一量添加した場合，その活性化の度合は proteinase によって相違し，5.0〜6.0 に至適 pH をもつ proteinase は，2.5 に至適 pH をもつものよりも常に活性化の度合が大きいことが判明した。

また前項（III）において肝臓酵素液を pH 6.0 でカゼインに作用させた場合，反応開始後40分〜60分の20分間において activity が急激に高くなることを述べたが，NaCN, cysteine で予め活性化した酵素液を使用してこの点を追究したところ Fig. 13 の結果を得た。予め活性化した場合でも，また精製酵素液だけを用いた場合でも，既述した結果と同様のことが観察されたのであるが，この現象は 5.0〜6.0 に至適 pH をもつ proteinase の酵素自体の性質に基づくものではなかろうかとも思われる。

4）酵素に対する金属イオンの影響

酵素液に金属イオンを添加し予め 30°Cに 2 時加温したものを，pH 2.5 または 6.0 において 30°Cで20分間カゼインに作用させ activity を測定して，酵素に対する金属イオンの影響を調べた。金属イオンとしては M_n¨, M_g¨, C_o¨, C_u¨, Z_n¨ を用い，これらの反応液中の濃度が各々 1×10^{-3}M, 5×10^{-4}M, 5×10^{-5}M となるように添加した。

Table 9 はその結果である。これら金属イオンはいづれも二種類の proteinase に対して抑制的に作用する。しかしながら阻害を受ける度合は proteinase によって異なり，5.0〜6.0 に至適 pH をもつ proteinase は，2.5に至適 pH をもつものよりも，金属イオンによって大きく影響されることが明らかになった。

5）酵素に対する SH 試薬の影響

SH 試薬を添加し予め 30°C に 1 時間加温した酵素液を，pH 2.5 または6.0において30°Cで20分間カゼインに作用させ activity を測定して，酵素に対する SH 試薬の影響を調べた。

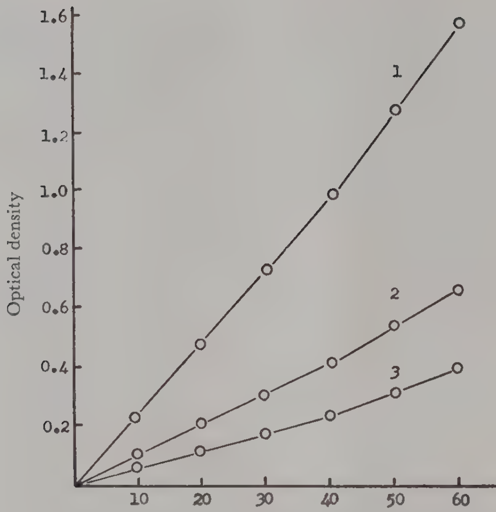


Fig. 13 Time curve of casein hydrolysis by the liver proteinase which was preactivated with cysteine or NaCN.
1 : cysteine added, 2 : NaCN added, 3 : no added.
The preactivation of the enzyme was the same as that in Table 8.
The hydrolysis was carried out at pH 6.0 for 1 hour and in the presence of 1×10^{-4} M cysteini or of 1×10^{-4}M NaCN
The observation of the extent of the hydrolysis was the same as that in Fig. 9.

SH 試薬としてはモノ沃度醋酸, p-chloromercuribenyoate (PCMB) を用いこれらの添加濃度は，前者では反応液中において 1×10^{-2}M～1×10^{-5}M となるように，また後者では反応液中において 1×10^{-4}M～1×10^{-6}M となるようにした。

結果は Table 10 のようである。これらの SH 試薬はいづれの proteinase に対しても抑制的に作用するが，PCMB は微量においても強い抑制作用を示す。その阻害の度合は，2.5 に至適 pH をもつ proteinase よりも 5.0～6.0 に至適 pH をもつ proteinase に対して大きくあらわれている。

次に PCMB による阻害の可逆性について試験した。即ち酵素液に PCMB を 1×10^{-4}M (反応液中濃度) となるように加え，30°C に 10 分間保った後，更に cysteine を反応液中濃度が 1.5×10^{-4}M になるように加えて 30°C に 10 分間保ち，これを pH 2.5 または 6.0 において 30°C で 1 時間カゼインに反応させ，10分間毎に activity を測定して，阻害の回復を調べた。なお PCMB のみを 1×10^{-4}M 添加したもの，また対照として PCMB 及び cysteine を添加しないものについても主実験同様に操作し試験した。Fig. 14 はその結果であるが，これからも知られるように，これら proteinase の PCMB による阻害は Cysteine の添加によってほとんど完全に除かれることが判明した。

3. 結果に対する考察

protease は酵素蛋白自体の性質，特にその活性化，抑制の様式によって次の三つに大別

Table 9　The effects of the metellic ions on the activity of the liver proteinase.
The experimental precedure was the same as that in Table 8, except that the metallic ions were used instead of the reducing agents.
The expression of the activity was the same as that in Table 7.

Metallic ion	Concentration of metallic ion, M	Proteolytic activity			
		Unit activity		as % of Control	
		at pH 6.0	at pH 2.5	at pH 6.0	at pH 2.5
Mn·· (MnCl$_2$)	1×10^{-3}	39.5	72.0	76	90
	5×10^{-4}	49.4	85.6	95	107
	5×10^{-5}	52.0	83.2	100	104
Mg·· (MgSO$_4$)	1×10^{-3}	38.4	71.2	74	89
	5×10^{-4}	49.9	76.0	96	95
	5×10^{-5}	52.0	85.6	100	107
Co·· (CoCl$_2$)	1×10^{-3}	40.6	71.2	78	89
	5×10^{-4}	52.0	76.0	100	95
	5×10^{-5}	52.0	85.6	100	107
Cu·· (CuSO$_4$)	1×10^{-3}	20.8	49.6	40	62
	5×10^{-4}	44.7	74.4	86	93
	5×10^{-5}	52.0	80.0	100	100
Zn·· (ZnSO$_4$)	1×10^{-3}	23.4	51.2	45	64
	5×10^{-4}	45.7	72.8	88	91
	5×10^{-5}	52.0	80.0	100	100
Control	—	52.0	80.0	100	100

Table 10　The effects of thiol reagents on the activity of the liver proteinase.
The experimental procedure was the same as that in Table 8, except that the thoil reagents were used instead of the reducing agents.
The expression of the activity was the same as that in Table 7.

Thiol reagent	Cocentration of thiol reagent, M	Proteolytic activity			
		Unit activity		as % of Control	
		at pH 6.0	at pH 2.5	at pH 6.0	at pH 2.5
Monoiodoacetic acid	1×10^{-2}	6.2	9.6	12	12
	1×10^{-3}	11.4	19.2	22	24
	1×10^{-4}	46.8	68.0	90	85
	1×10^{-5}	49.4	78.4	95	98
p-Chloromercu-ribenzoate	1×10^{-4}	0	24.8	0	31
	1×10^{-5}	17.2	54.4	33	68
	1×10^{-6}	32.2	73.6	62	92
Control	—	52.0	80.0	100	100

される (Bergmann 1942, Smith 1951)。第1群は酵素作用を発揮するため特定の試剤を必要としないもので，これは更に至適 pH や阻害剤に対する態度，その他によって pepsin 型，trypsin 型に同定される。第2群は硫化水素，シアン化合物，cysteine, ascorbic acid, glutathione などの還元剤によって活性化されるもので，cathepsin や papain などがこれに属する。第3群は特定の金属イオンによって活性化されるもので，主として peptidase がこれに属する。

したがってスルメイカ肝臓中の proteinase はその活性化，抑制の様式から，二種類とも cathepsin 系酵素と考えられる。しかしてこれら proteinase は互に極めて類似した性質をも

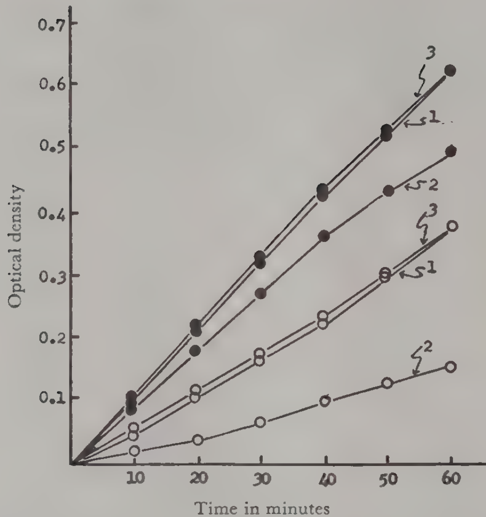


Fig. 14　The effect of p-chloromercuribenzoate (PCMB) on the activity of the liver proteinase in the presence of cysteine.
● incubated at pH 2.5, ○ incubated at pH 6.0.
1 : PCMB 1×10^{-4} M and cysteine 1.5×10^{-4} M added, 2 : PCMB 1×10^{-4} M added, 3 : no added.
The preparation of the enzyme solution was the same as that in Table 7.
The mixture of 0.5 ml. of the enzyme solution and 0.25 ml. of 2.4×10^{-3} M PCMB aq. solution was kept at 30°C for 10 mins., and then 0.25 ml. of 3.6×10^{-3} M cysteine aq. solution was added to this, and held at 30°C for 10 minutes.　To the resulting mixture 5 ml. of 0.6 % casein solution was added and incubated at 30°C at pH 2.5 or 6.0 for 1 hour.
The observation of the extent of the hydrolysis was the same as that in Fig. 9.

つことが判明したが，酵素蛋白質自体の性質として，5.0〜6.0に至適pHをもつproteinaseは2.5に至適pHをもつproteinaseよりも，還元剤により活性化され易く，また金属イオンやSH試薬によって阻害を受け易い性質を有するものと推定される。

また本実験ではSH試薬としてモノ沃度醋酸及びPCMBを用いたが，一般にモノ沃度醋酸はアルキール化試剤としてSH基の閉塞に使用され，PCMBはSH基に特異的に作用するmercaptide形成試剤として用いられているものである (Barron 1951)。しかしてこれら試剤は両proteinaseに対して抑制的に作用するが，特にPCMBは微量においてもかなり強い阻害を示めしている。そしてこれらproteinaseに対するPCMBの阻害はcysteineの添加によってほぼ完全に回復される。したがってこれらproteinaseは，その反応基の一つとして，SH基をもつものと考えられる。

V.　自己消化による内臓の液化条件について

自己消化によるスルメイカ内臓の液化は，いわゆる自己消化酵素の作用だけによって行なわれるものではなく，内臓に含まれるすべての酵素によって行なわれるものであるから，こ

こでは今までに述べた研究結果に関連して内臓の液化条件を検討した。

魚体の液化に関しては，富山ら（富山・杉原，1951）が魚体の窒素化合物及び未知動物生長進因子を高度に活用する目的で詳細な研究を行なっている。またスルメイカ内臓の液化については，大島（1947）が主にイカ油を採取する目的でその条件を検討している。液化の条件はその目的によって当然異なるものと思われるが，以下に述べることは，油脂資源としてもまた蛋白資源としても内臓を活用する目的で，内臓の液化条件を検討したものである。

1. 内臓諸器官の総酵素活性の比較

内臓の液化は内臓諸器官の酵素作用により行なわれるものであるが，液化に関与する酵素を含んでいる主な器官としては，胃，盲嚢及び腸，肝臓，膵臓が考えられる。したがってこれらの器官について，器官全体の酵素活性を調べ，どの器官が内臓の液化に最も大きい影響を与えるかを先ず考えることにした。

前項（I, II, III,）において，各器官の酵素を30°Cで20時間基質に作用させた結果に基づいて activity を比較した結果を Tables 1, 3, 6にかかげておいたが，これを利用し便宜上次のような方法で器官全体の酵素活性を比較した。即ち内臓諸器官の重量比（膵臓の重量が最小なのでこれを1とした）を予め求め，この数値に各器官酵素の activity の比を示す数値を剰じ，得た積によって比較を行なった。これらの数値をかかげたものが，Table11, Table 12 及び Table 13 で，各々器官全体の amylase の活性，estease の活性及び proteinase の活性について器官相互間の比較を示したものである。

所在器官が異なると酵素自体の actvity も相違するが，その差異はそれ程大ではない。しかしながら器官全体の酵素活性においては，その差異は極めて大である。特に肝臓とそれ以外の器官との間には甚しい差異がみられる。これは肝臓の重量が他の器官の重量よりも極めて大であることによるものであるが，肝臓はその器官全体の酵素活性において他の器官よりも，amylaseでは30〜100倍, esteraseでは23〜50倍, proteinaseでは13〜90倍高いことを知った。

Table 11 Comparison of amylase activity among the various organs of the cuttle-fish.

Organ	Ratio of weight (A)	Ratio of activity* (B)	Ratio of total activity (A × B)
Stomach	2.2	1.8	3.9
Blind sac & Intestine	1.8	2.3	4.1
Liver	38.5	2.9	111.6
Pancreas	1.0	1.0	1.0

* The values shown in this column were described in Table 1.
Ratio of totivity: The product of the ratio of weight and the ratio of activity.

Table 12 Comparison of esterase activity among the digestive organs of the cuttle-fish.

Organ	Ratio of weight (A)	Ratio of activity* (B)	Ratio of total activity (A × B)
Stomach	2.2	0.4	0.9
Blind sac & Intestine	1.8	1.1	2.0
Liver	38.5	1.2	46.2
Pancreas	1.0	1.0	1.0

* The values shown in this column were described in Table 3.
Ratio of total activity: The product of the ratio of weight and the ratio of activity.

Table 13 Comparison of proteolytic activity among the digestive organs of the cuttle-fish.

Organ	Ratio of weight (A)	Ratio of activity* (B)	Ratio of total activity (A × B)
Stomach	2.2	1.6	3.5
Blind sac & Intestine	1.8	3.8	6.8
Liver	38.5	(pH 2.5) 2.3 (pH 6.0) 2.5	(pH 2.5) 88.6 (pH 6.0) 96.2
Pancreas	1.0	1.0	1.0

* The values shown in this column were described in Table 6.

Ratio of total activity: The product of the ratio of weight and the ratio of activity.

2. 内臓の液化条件

肝臓は，その器官全体の酵素活性において，他の器官よりもはるかに高いのであるから，内臓液化の条件は肝臓酵素の作用条件に基づいて決定されることが妥当であろう。液化の目的は油脂資源としてもまた蛋白資源としても内臓を活用することにあるのであるから，イカ油の品質を低下させずに蛋白質を出来るだけ可溶ならしめることが望ましい。したがって液化の条件としては，estrase の activity を出来るだけ低くさせて proteinas の activity を出来得る限り高くさせるような条件が好適と考えられる。

既に述べたように esterase の至適 pH は 7.4，至適温度は 30°Cであり，30°Cより高温においては activity は急減するに対し，preteinase の至適 pH は 2.5 と 5.0〜6.0 とで，至適温度は前者では 40°C 後者では 50°C であり，高温においてもかなり高い activity を示すから，どの proteinase の至適条件で液化を行なっても，イカ油に与える esterase の影響はそれ程大きいようには考えられない。Table 14 は肝臓の proteinase を中心とした各作用条件下の proteinase 並びに estrase の activity を示したものであるが，この表が示すように

Table 14 Esterase activity and proteolytic activity of the liver extract under the several conditions of enzymatic hydrolysis.
The preparation of the liver extract was the same as that in Fig. 1.
Conditions of the enzymatic hydrolysis: For the estimation of esterase activity, buthyl-acetate was used as a substrate, and the hydrolysis was carried out at pH 2.5 or 6.0 at the temperature (described in Table 14) for 3 hours.
For the estimation of proteolytic activity, casein was used as a substrate, and the hydrolysis was carried out at pH 2.5 or 6.0 at the temperature (described in Table 14) for 3 hours.
The expression of esterase activity and of proteolytic activity was the same as that in Table 2 and in Fig. 5, respectively.

	Reaction temp. °C	Activity	
		Esterase	Proteinase
at pH 2.5	30	0.04	80.3
	40	—	160.0
	45	—	114.2
	50	—	32.5
	55	—	15.6
at pH 6.0	30	0.56	42.5
	40	0.18	131.5
	45	0.14	169.2
	50	0.05	213.5
	55	0.02	195.1

proteinase の至適作用条件下では esterase はほとんど作用しないものとみて差し支えないようである。Table 14 の結果から明らかなように，内臓の液化は微酸性で温度50°Cで行なうのが最も当を得たものということが出来る。

次に液化の時間であるが，イカ油はその構成脂肪酸として高度不飽酸を比較的に多く含んでいるから（高尾・富山 1953，1954 a，1954 b，辻野 1954，山田 1954），esterase の作用が極めて小さいからといって，たとえ 50°C であっても長時間加温することは望ましいことではなく，また proteinaseも 温熱によって破壊されるから作用時間には限度がある筈である。この間の消息を知るため反応時間と proteinase の activity との関係を調べた。Fig. 15 は温度50°C，種々のpH においてヘモグロビン（尿素変性）に肝臓酵素液を作用させた時のヘモグロビン加水分解と反応時間との関係を示したものである。

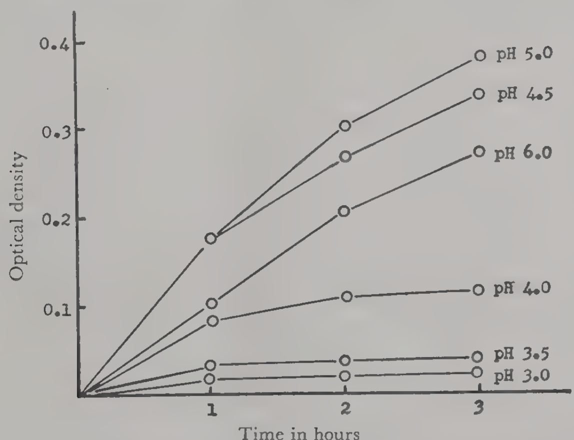


Fig. 15 Time curve of enzymatic hydrolysis of denatured-hemonglobin by the liver extract. The experimental procedure was the same as that in Fig. 5, except that denaturedhemoglobin was used instead of casein as a substrate and that the hydrolysis was carried out at 50°C at various pH values (described in Fig. 15) for 3 hours.
The observation of the extent of the hydrolysis was the same as that in Fig. 9.

3 時間までの反応であれば 反応時間の長短にかかわらず，pH 5. 0 で反応させた場合加水分解が最もよく行なわれている。しかしながら Fig. 15 からも明らかなように pH 5. 0 においても反応時間の経過とともに，aetivity は減少している。この結果に基づいて，pH 5. 0 における各時間間隔の単位時間（1 分間）当りの unit activty（前出，III 項参照）を求めると，0～1 時間では 662，1～2 時間では 460，2～3 時間では 280 である。3 時間以上反応させた場合については検討していないが，この減少の傾向から考えると，3 時間以上の時間の延長は内臓の液化にとって，あまり意味がないように考えられる。

proteinase は基質蛋白質の種類によってその至適 pH を異にするが，内臓の液化の際には，肝臓蛋白質に肝臓 proteinase を作用させることになるので，温度50°C，種々の pH において肝臓を自己消化させたところ Table 15 のような結果が得られた。この結果から知られるように 4. 5～5. 0 の pH 域で自己消化させた場合に非蛋白物質が最も多く生成されている。

Table 15　The effect of pH on the autolysis of the liver.
The liver was emulsified with 2 times volume of water in Waring blender for 5 minutes. One ml. of the emulsion was added to 5 ml. of 0.2 M acetate or phosphate buffer solution and incubated at 50°C for 3 hrs. after shaking vigorously. At the end of the incubation time 5 ml. of 0.44 M trichloroacetic acid was added to the reaction mixture, and the precipitated protein was removed by filtration, and then the amount of the protein split product in the filtrate was measured according to the colorimetric method with the phenol reagent of Folin.
The amount of the protein split product was expressed as γ of tyrosine.

pH	3.0	4.0	4.5	5.0	5.5	6.0
Protein split product	490	825	1045	1045	880	580

以上のことから，自己消化による内臓の液化は4.5～5.0のpH域で温度50°Cにおいて行なうことが最も当を得たものであり，液化時間は3時間までがその限度であるように判断される。

VI. 要　約

スルメイカの内臓諸器官，即ち胃，盲嚢及び腸，肝臓，膵臓の各器官に存在するamylase, esterase, 並びにproteinaseについて，その作用条件を検討しこれを明らかにするとともに，特に肝臓のproteinaseについてはその性質をも調べ，肝臓中には二種類のproteinaseが存在し，これらはいづれもcathepepsin系酵素であることを推定し得る結果を得た。またこれらの研究結果に関連して，自己消化による内臓の液化についても，酵素学的立場から考察を加えた。本実験の研究結果を要約すると次のようである。

1)　上記各器官に存在するamylaseの至適pHはいづれも6.2附近にみられ，pH 6.2における至適温度は，胃，盲嚢及び腸に存在するものにあってはともに45～50°Cであり，肝臓，膵臓に存在するものではいづれも40～45°Cである。そしてこれらamylaseのactvityに及ぼすpHまたは温度の影響は，胃と盲嚢及び腸とに存在するものにあっては同一であり，肝臓と膵臓とに存在するものにおいては互に類似していた。

2)　上記各器官はlipaseよりもesterasを多く含むが，各器官esteraseの至適pH, 温度はいづれも7.4，30°Cを示し，activityに及ぼすpHまたは温度の影響はいづれも全く同じである。そして30°C以上の高温ではactivityは急激に低下するが，30°Cより低温10°Cまではactivityはほとんど変りなく，0°Cにおいてもかなり高いactvityを示した。

3)　胃，盲嚢及び腸，膵臓の各proteinaseはアルカリ側でよく作用し，これらのカゼインに対する至適pHはともに8.3にみられるが，肝臓proteinaseでは酸性側でよく作用し，至適pHは2.5と5.0～6.0とに明らかに二つみられる。至適pHにおける酵素反応の至適温度は，胃，盲嚢及び腸の各proteinaseではともに48°C，膵臓proteinaseでは42°C，肝臓proteinaseでは，pH 2.5においては40°C, pH 6.0では50°Cであった。

4)　肝臓proteinaseのactivityとpHとの関係は反応時間の長短によって異なり，時間の経過にしたがってactivityが低下するpH域とactivityが高くなるpH域とがある。カゼインを基質とした場合，3.5以下のpH域と6.5以上のpH域とにおいてはactivityが低下するが，5.0附近から6.5までのpH域ではactivityが高くなる。そしてこのactivityが高くなることについて，反応時間とactivityとの関係を検討した結果，反応開始後

40分から60分までの20分間において，activityが急激に高くなって反応初期に示すactivityの約1.6倍となり，その後はほとんど変らないことが判明した。

5) 魚類肝臓の酵素液をカゼインに作用させた場合，酵素反応の至適pHは，スルメイカと同様に，2.5附近と6.0附近とに明らかに二つみられるが，その酵素活性においては，スルメイカ肝臓のproteinaseのほうが魚類のそれよりも5～10倍程高いactivityを示した。

6) 精製した肝臓酵素液を用いてproteinaseの性質を検討した結果，スルメイカ肝臓中には二種類のproteinase，即ちカゼインに対する酵素反応の至適pHを2.5にもつものと5.0～6.0にもつものとが存在し，これらproteinaseはともにcathepsin系酵素で，その活性基の一つとしてSH基を有し，互にきわめて類似した性質をもつことを推定し得る結果を得た。

7) 自己消化による内臓の液化条件を酵素学的立場から考察し，内臓の液化はpH 4.5～5.0，温度50°Cで行なうことが最も当を得たものであり，その時間は3時間までが限度であるという結論を得た。

終りに臨み，終始御懇切な御指導を賜わった本学水産学部教授立野新光先生，種々御助言をいただいた当教室講師北御門学氏，並びに試料の採集に御尽力下さった株式会社津魚市場川村和生氏に厚く感謝申し上げる。

文　　献

荒木長次，1944．炭水化物セルローズ，(大幸勇吉編，化学実験学，第2部，**11**：175，河出書房，東京)．

Barron, E. S. Guzman, 1951. Thiol Groups of Biological Importance, (ed. by Nord, F. F., Adv. in Enzymol., **11** : 201, Interscience publishers Inc., New York).

Bergmann, M., 1942. A Classification of Proteolytic Enzyme, (ed. by Nord, F. F., Adv. in Enzymol., **2** : 49, Interscience publishers Inc., New York).

萩原文二，1956．Proteolytic Enzyme，(赤堀四郎編，酵素研究法，**2**：238，朝倉書店，東京)．

川田　寛・高橋　喬，1955．イカの利用に関する研究－I，魚体の各部分比及び其の組成の季節的変化．日水誌，**20**：888～890．

奈良　盛，1958．柔魚肝臓中の蛋白分解酵素について．北海道学芸大(II)，**8**：35～39．

大島幸吉，1927．特許 第73,260号．

大島幸吉・板谷貞一・里館健吉，1930．柔魚内臓酵素の研究．札幌農林，第99号：40～51．

大島幸吉，1940 a．水産動物酵素化学，(高橋偵造・田所哲太郎監輯，酵素化学工業全集，**17**：30，厚生閣，東京)，

———，1940 b．同書：9．

———，1940 c．同書：42．

———，1947．魚類廃物より醤油，魚油，アミノ酸液簡易製法，水産実用叢書第4輯，北方出版社．

Siebert, G., 1957. Untersuchung proteolytischer Fermente in lebendfrischen Fischen, Archiv für Fischereiwissenschaft, **8**, (1) : 43.

Smith, E. L., 1951. Proteolytic Enzymes, (ed. by Sumner, J. B., K. Myrbäck, The Enzymes, **1**, part 2 : 857).

高橋　喬，1960 a．イカの利用に関する研究－III，スルメイカ魚体の各部分比およびその組成の季節的変化について．日水誌，**26**：95～98．

———，1960 b．スルメイカ肝油の酸価と色調について．Report of Faculty of Fisheries, Pref. Univ. Mie, **3**, (3) : 633～640.

高尾正保・富山新一，1953．柔魚内臓油の化学成分とその利用に関する研究，(第2報) 柔魚内臓油の脂肪酸成分について．農化，**27**：737～744．

———，1954 a．———，(第3報) 共軛二重結合不飽和脂肪酸について．農化，**28**：244～246．

———，1954 b．———，(第5報) 柔魚内臓油の低級脂肪酸について．農化，**28**：335～337．

富山哲夫・杉原 喬，1951．魚体の液化に関する生化学的研究，I．魚体液化の基礎条件について．九大農学芸雑誌，**13**：297～305．
辻野 勇，1954．イカ油に関する研究，（第2報）遊離脂肪酸の組成について．農化，**28**：56．
山田 実，1954．イカ油の脂肪酸．北大水産研彙，**3**：86．

Résumé

The cuttle-fish, *Ommastrephes sloani pacificus*, is very common around the Japanese area and is caught in abundance. The viscera of the cuttle-fish is from 15 to 20% of its body weight, and contains 15 to 20% nitrogenous materials as protein and 20 to 33% fat. In recent years, the viscera has been used for the source of cuttle-fish oil (liver oil of the cuttle-fish) which is produced according to the autolysis process.

It has been considered that the autolysis of the viscera is carried out through the enzymatic actions existing in the viscera (mainly digestive organs). There are, however, few reports regarding the investigation on the enzymes of the viscera.

In the present investigation the enzymatic actions of the extracts from the digestive organs and the characteristic properties of the liver proteinase were studied, and then the autolysis of the viscera was discussed from these investigations. The results obtained are summarized as follows:

1) The optimal pH for the starch hydrolysis by the extracts of digestive organs such as stomach, blind sac and intestine, liver, pancreas was about 6.2 in common. The optimal temperature for the starch hydrolysis at the optimal pH by the extract of the stomach was in the range of 45–50°C; of the blind sac and intestine, 45–50°C; of the liver, 40–45°C; of the panceras, 40–45°C (Figs. 1 and 2).

2) The optimal pH for the hydrolysis of buthyl-acetate by the extract of each organ was about 7.4. The optimal temperature in above condition was 30°C in common. The esterase activity, however, hardly fell down even at a lower temperature (at 10°C) (Figs. 3 and 4).

3) The optimal pH for casein hydrolysis by the extract of the stomach was in the range of 8.0–8.5; of the blind sac and intestine, 8.0–8.5; of the liver, 2.5 and 5.0–6.0; of the panceras, 6.5–7.0 and 8.0–8.5. The optimal temperature for casein hydrolysis by the extract of the stomach or the blind sac and intestine was about 48°C at pH 8.0; of the liver, about 40°C at pH 2.5 and about 50°C at pH 6.0; of the panceras, about 42°C at pH 8.0 (Figs. 5 and 6).

4) As shown in Figs. 7 and 8, it was found that the relationship between the proteolytic activity of the liver and pH differs with differences in time of the hydrolysis. For instance, in the case of casein hydrolysis, the activity was decreased with time at a lower pH than 3.5 or at a higher pH than 6.5, but the activity was increased with time at the pH range of 5.0 to 6.5.

5) The relationship between the proteolytic activity of the liver extract against cesein (at pH 6.0) and the reaction time was shown in Fig. 9 and Table 4. From the results it is evident that the activity is different between the initial stage (0 to 40 minutes) and the subsequent one, the activity in the latter beeing 1.6 times higher

than that in the fomer.

6) As shown in Table 5, it was found that the liver extracts of fish exhibit the optimal actions on casein at pH 2.5 and at pH 5.0 to 6.0, and their actions are very weaker than that of the cuttle-fish.

7) Several results of evidence supported the veiw that two kinds of proteinases (A and B) with different pH optima at 2.5 and 5.0–6.0 respectively exist in the cuttle-fish liver and are cathepsin-like enzymes.

This evidence includes (a) two proteinases (A and B) are activated by reducing agents such as NaCN, cysteine, ascorbic acid, and glutathione; (b) their activities are inhibited by metallic ions such as $Mn^{\cdot\cdot}$, $Mg^{\cdot\cdot}$, $Co^{\cdot\cdot}$, $Cu^{\cdot\cdot}$, and $Zn^{\cdot\cdot}$, and by thiol reagents such as monoiodoacetic acid and p-chloromercuribenzoate (PCMB); (c) the action of the proteinase (B) is more strongly activated by the reducing agents than that of the other (A), and is more powerfully inhibited by the metallic ions and by the thiol reagents; (d) since the inhibitions by PCMB to the proteinases (A and B) are readily reversed by the addition of cysteine, the proteinases might have sulfhydryl radical as one of the active centers (Tables 7, 8, 9 and 10, Fig. 14).

8) From the results shown in Tables 11, 12, 13, 14 and 15, and Fig. 15, it may be concluded that the optimal pH and tempreature for the autolysis of the viscera is 4.5 to 5.0 and about 50°C, respectively, and it seems that the enough time for the autolysis is about 3 hours.

Journal of Faculty of Fisheries,
Prefectural University of Mie,
Vol. 5, No 3, March 15, 1963.

汽水池、特に養鰻池における植物プランクトンの生態学的研究

岩 井 寿 夫

Ecological Studies on the Phytoplankton of the Brackish-Water Ponds

Toshio Iwai

目　　次

I. 緒 論

集約養魚の形態をとる現在のウナギ養殖では，植物プランクトンによる酸素の供給，ならびに有害物質の除去は不可欠の要素である。また植物プランクトンは物質循環における生産者として餌料動物群の餌ともなり，養殖魚の直接的な餌料ともなり，水中に適当な暗さを与えて魚の落着きに役立ち，水温上昇とその保持作用があるなどの重要な意義をもっている(中村 1949, 1955, 1959)。従って植物プランクトンの盛衰は養鰻成績に著しい影響を及ぼし，植物プランクトンの適度の増殖と，その維持はウナギ養殖の要訣といわれている。養鰻池の大部分は海岸近くに分布し，例外なく塩分を含み，汽水に属する。池水の塩分はプラン

クトン相と，その消長を支配する重要な要因と考えられる。汽水域の植物プランクトンに関しては KOLBE (1927)，GESSNER (1937) らの研究，また本邦では高安ら (1930 a，1930 b，1930 c，1933，1934 a，1934 b)，小久保 (1944)，小久保・佐藤 (1947)，田村 (1952) の研究がある。これらの研究は分布と塩分との関係を論じたもので，季節的消長，ならびに増殖に対する塩分，栄養塩類等の実験的解析は殆んど行われていない。

小久保・佐藤 (1947) は汽水の特色の一つとして植物プランクトンがすこぶる少いことをあげているが，汽水養鰻池には植物プランクトンが周年卓越し，その生態環境は天然汽水域と著しく異なっている。このような汽水養鰻池における植物プランクトンの生理・生態を明らかにすることは，生態学上興味深い問題であるのみでなく，植物プランクトンの増殖を目的とした池水管理の実際的見地からも極めて重要な問題である。

本研究は汽水養鰻池における植物プランクトン相，及びその季節的消長を明らかにした。更に植物プランクトンの増殖を支配する要因解析のため，まず 1957～1959 にわたって主要植物プランクトンの純粋培養を試み，その中培養に成功した 9 種につき，その増殖に対する塩分濃度，栄養塩類，水温等の影響，及び形態に対する塩分の影響に関して実験的研究を行った。これは汽水養鰻池における植物プランクトンの生理・生態を明らかにすると共に，池水管理方式の基礎資料を得るために行ったものである。

本研究に対して終始御懇切なる御指導を賜わり，更に本稿を校閲して戴き，種々助言を賜わった北海道大学教授山田幸男博士，京都大学教授上野益三博士，本学陸水学教室伊藤隆博士，京都大学理学部大津臨湖実験所根来健一郎博士，並びに藍藻類の培養に関して御教示願った東京大学応用微生物研究所服部明彦助教授，種類の同定の一部について御教示願った横浜市立大学文理学部生物学教室福島博助教授の諸氏に対して深甚なる謝意を表します。

II. 植物プランクトンの構成と分布

1. 緒　　言

養鰻池の植物プランクトンに関しては稲葉 (1934)，稲葉・清水 (1936)，稲葉俊 (1937)，稲葉・山本 (1938) などが「水変り」前後における植物プランクトンの変化を報告し，最近には中村 (1957) が愛知県泉地方の池群について塩分と組成，水色と種類ならびにそれらの季節的変化などを報告した。これらの諸研究により養鰻池の植物プランクトンに関して多くの知見が得られた。しかし養鰻池の植物プランクトンは一般に “micron algae” に属するものが卓越し，これが研究上の著しい障害となって養鰻池全般の植物プランクトン相に関する我々の知識は貧弱である。本研究は三重県養鰻池の植物プランクトン相を明らかにするために行ったものである。

2. 材料ならびに方法

植物プランクトンは 1953 年 9 月から '54 年 12 月にわたり，伊勢湾西岸の北は伊曽島から南は志摩地方穴川に至る 228 の汽水性養魚池（天然池，養殖休止中の養鰻池，養殖中の養鰻池）から採集した。採集方法は池水を 100 cc 入り酸素瓶に採水し，ホルマリンを加えて沈澱させ，上澄液を捨てる沈澱法を用いた。一方ネットプランクトンを同時に採集し，沈澱法で

不充分な大型のプランクトンを調査した。また珪藻類は硫酸処理を行い，プレパラート作製の上，高倍率で種類の同定を行った。

3. 養鰻池の地理的分布ならびに池水の塩分

三重県養鰻池の大部分は海岸近くにあり，北は桑名市伊曽島から南は志摩郡磯部町にわたり広く分布している。これらの養鰻池はその分布地域から便宜上伊曽島，城南，川越，楠，白子・磯山，上野，江戸橋，部田，津，阿漕，雲出，香良州，天白・松ケ崎，松阪，穴川の15地区に分け，その調査養鰻池は総計228池に及んだ。池水の塩分濃度は最少 Cl 0.23‰ から最大 Cl 12.93‰ であったが，これらの池水の塩分濃度と池の数との関係を度数分布で表すと Fig. 1 となる。図で明らかのように Cl 1～2‰の養鰻池が多く，全体の40%を占めている。

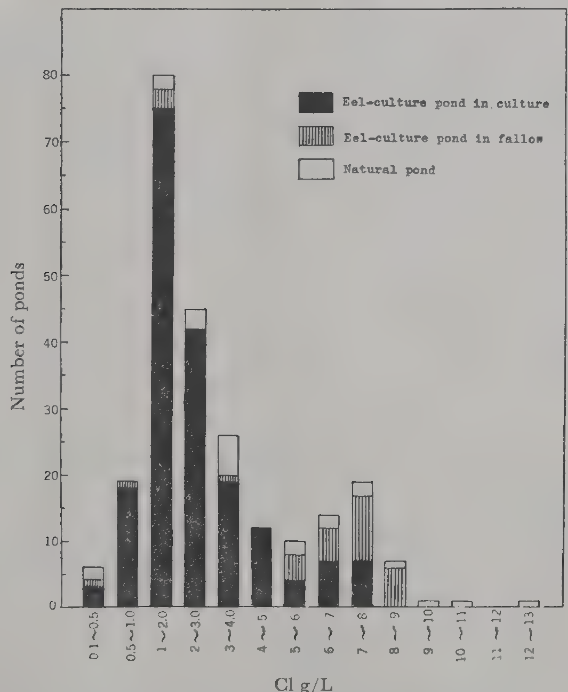


Fig. 1. Chlorine contents of the pond water of brackish water fish ponds in Mié Prefecture.

次に池水の塩分を地域的に見ると伊曽島，城南，川越，楠，白子・磯山，香良州，天白・松ケ崎地区は一般に低鹹であったが，江戸橋，部田，津，雲出地区の津市を中心とする地区，及び穴川地区は高鹹であった。

4. プランクトン植物相

1). 出　現　種

今回の調査によって確認されたプランクトン植物は藍藻類20種，緑藻類56種，珪藻類110

種，計186種である。これらの中，最も普通に見られた種類は次のものである。

藍藻類 (Cyanophyceae)

Microcystis aeruginosa Kützing, *Microcystis* sp., *Chroococcus dispersus* (v. Keïszler) Lemm., *C. limneticus* Lemm., *C. minutus* (Kütz.) Näg., *Coelosphaerium Kuetzingianum* Näg., *Merismopedia tenuissima* Lemm., *M. punctata* Meyen., *Synechococcus* sp., *Phormidium tenue* (Menegh.) Gom., *Oscillatoria tenuis* Ag., *Anabaena spiroides* Klebahn, *Anabaena* sp., *Anabaenopsis circularis* (G.S. West) Wolosz et V. Miller, *Lyngbya Martensiana* Menegh.

以上15種

最も広く分布し，且つ量的に卓越した種類は *Microcystis aeruginosa, Chroococcus dispersus, Synechococcus* sp. である。

Microcystis aeruginosa は香良州，部田，江戸橋，上野，楠，川越，天白・松ヶ崎，松阪地区の78養鰻池のCl 6‰以下の池水に出現し，量的にはCl 1‰以下の低鹹養鰻池に卓越していた。本種は著しい「水の華」を形成し「アオコ」と呼ばれており，養魚池に広く分布し，滝川・杉田（1934），稲葉（1934），稲葉・清水（1936），稲葉俊（1937）は静岡県の養鰻池から（属名のみ），中村（1957）は愛知県の養鰻池から，また渡辺（1956）は奈良の金魚池から報告している。汽水湖では小久保（1944）は霞ヶ浦，三方湖（Cl 4.1‰），水月湖（Cl 7.97‰），菅湖（Cl 8.37‰），元田・石田（1950）は網走湖から，高安ら(1934a, 1934b)は北海道小沼，大沼，涅根沼から報告している。また Rawson and Moore (1944) はカナダの鹹湖（total solid 10,000 p. p. m.）から報告している。

Chroococcus dispersus は江戸橋，白子，磯山，上野，楠の108池に見られ，塩分に対する分布上限はCl 8‰で，特にCl 6～8‰で量的に卓越していた。Cl 8‰以上，及び0.5‰以下では極めて僅かに出現したのみである。

Synechococcus sp. は阿漕，津，江戸橋地区の池群で量的に卓越し，また塩分に対する分布上限はCl 10‰であった。特にCl 6～7‰で量的に多い。分布が広く高鹹域で量的に卓越する点は *Chroococcus dispersus* と類似する。その他 *Chroococcus limneticus, Coelosphaerium Kuetzingianum, Merismopedia tenuissima, M. punctata, Phormidium tenue* などは養鰻池に普通に出現する種類である。これらは，ほぼCl 5‰以下の低鹹域に出現する。この中，*Merismopedia tenuissima* は部田地区の一部の池で，*Phormidium tenue* は上野，川越地区の一部の池に卓越していた。

小久保（1944）は霞ヶ浦から *Coelosphaerium Kuetzingianum* を報告し Rawson and Moore（1944）はカナダの鹹湖から *Chroococcus limneticus, Merismopedia tenuissima, M. punctata* などをかなりの高鹹域から報告し，Gessner（1937）は Rügens のCl 2.3～10‰の湖水から *Merismopedia punctata*（Cl 7.14‰），*Coelosphaerium Kuetzingianum*（Cl 6～7.14‰）*Chroococcus limneticus*（Cl 7.14‰）を報告し，淡水産と見られるこれらの種類は，かなり高鹹域まで侵入，増殖しうるものと考えられる。

緑藻類 (Chlorophyceae)

Scenedesmus quadricauda (Turpin) de Bréb., *S. armatus* var. *bicaudatus* (Gugliel.) Chod., *S. opoliensis* P. Richter, *S. ecornis* (Ralfs) Chod., *S. intermedius* Chod., *S. bijuga* (Turpin) Lagerh., *S. falcatus* Chod., *S. acuminatus* (Lagerh.) Chod., *S. dimorphus*

(TURPIN) KÜTZ., *Crucigenia rectangularis* (A. BRAUN) GAY, *C. tetrapedia* (KIRCH.) W. and G. S. WEST, *Selenastrum gracile* REINSCH, *Kirchneriella obesa* (W. WEST) SCHMID., *Coelastrum microporum* NÄG., *Tetraedron muticum* (A. BRAUN) HANSGIRG, *Tetrastrum staurogeniaeforme* (SCHRÖDER) LEMM., *Oocystis Borgei* SNOW, *Oocystis* sp., *Oocystis parva* W. and G.S. WEST, *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis* G. S. WEST, *Ankistrodesmus falcatus* var. *mirabile* W. and G.S. WEST, *Ankistrodesmus falcatus* var. *acicularis* (A. BRAUN) G.S. WEST, *Quadrigula Chodatii* (TUN.-FUL.) G. M. SMITH, *Actinastrum Hantzschii* LAGERH., *Dictyosphaerium pulchellum* WOOD, *Golenkinia radiata* CHOD., *Micractinium pusillum* FRESENIUS, *Pandorina morum* BORY, *Trachelomonas volvocina* EHRENB., *Pediastrum tetras* (EHR.) RALFS, *Pediastrum duplex* MEYEN, *Pediastrum Boryanum* (TURPIN) MENEGH., *Chlorella vulgaris* BEYERINCK.

以 上 3 3 種

緑藻類は藍藻類に比べて藻類相は豊富であるが量的には一部を除き大部分の種類が貧弱であった。MOORE and CARTER (1923) は緑藻類の多くの種類は塩分濃度の増加に対して耐忍し得ないと述べており，また RAWSON and MOORE (1944) がカナダの鹹湖から報告している種類数は極めて貧弱である。GESSNER (1937) によれば Cl 2.3〜2.5‰ の水域では緑藻類は多数出現し，それ以上の塩分の水域では貧弱となり， 特に Cl 8〜10‰に至っては殆んど出現していない。このように緑藻類は淡水，若くは低鹹水域に限られる傾向がある。三重県養鰻池に出現する緑藻類も一部を除き大部分は Cl 5‰ を上限とし，それ以下の低鹹水域に多くみられる。

緑藻類の中， 特に卓越したものは *Selenastrum gracile* である。 本種は香良州地区を除いた他の凡ての地区に出現し，量的にも重要なもので塩分に対する分布上限は Cl 8‰ であった。特に Cl 6〜8‰の高鹹水域で量的に卓越した。

珪 藻 類 (Diatomeae)

Cyolotella Meneghiniana KÜTZ., *Cyclotella glomerata* BACH., *Stephanodiscus carconensis* GRUN. var. *pusilla* GRUN., *Melosira Jürgensii* C. A. Ag., *Coscinodiscus lacustris* GRUN., *Chaetoceros similis* CLEVE, *Cocconeis pediculus* EHR., *Cocconeis placentula* EHR., *Cocconeis scutellum* EHR., *Fragilaria brevistriata* GRUN., *F. construens* (EHR.) GRUN., *Synedra ulna* (NITZSCH.) EHR., *S. affinis* KÜTZ., *S. pulchella* (RALFS) KÜTZ., *Skeletonema costatum* (GREV.) CLEVE, *Achnanthes lanceolata* BRÉB., *A. brevipes* AGARDH., *A. lacunarum* HUST., *Rhoicosphenia curvata* (KÜTZ.) GRUN., *Diploneis interrupta* (KÜTZ.) CLEVE, *Diploneis elliptica* (KÜTZ.) CLEVE, *Anomoeneis sphaerophora* (KÜTZ.) PFITZNER, *Mastogloia Smithii* THWAI., *Stauroneis phoenicenteron* (NITZ.) EHR., *Caloneis obtusa* (W. SMITH) CLEVE, *Navicula Reinhardtii* GRUN., *N. pygmaea* KÜTZ., *N. salinarum* GRUN., *N. peregrina* (EHR.) KÜTZ., *N. hungarica* GRUN., *N. lanceolata* (AGARD.) KÜTZ., *Nitzschia closterium* (EHR.) W. SMITH, *N. hungarica* GRUN., *N. tryblionella* HANTZ., *N. sigma* (KÜTZ.) W. SMITH, *N. granulata* GRUN., *Bacillaria paradoxa* GMELIN, *Tropidoneis lepidoptera* (GREG.) CLEVE, *Amphiprora alata* KÜTZ., *Amphora veneta* KÜTZ., *Gyrosigma acuminatum* (KÜTZ.) RABH., *Pleurosigma salinarum* GRUN., *P. elongatum* W. SMITH, *Gomphonema parvulum* (KÜTZ.) GRUN., *Cymbella tumida* (BRÉB.) van HEURCK, *C. affinis* KÜTZ., *Epithemia gibberula* (E., KÜTZ.) O. MÜLL. 以上47種

珪藻類は藍藻，緑藻に比べて最も種類数に富み，その上 *Navicula, Nitzschia* 属などのように極く微小な種類があり，種名を確認できなかったものも相当あるので実際の種類数は更に多くなるはずである。これらの中，特に量的に卓越した種類は *Nitzschia closterium, Chaetoceros similis, Cyclotella Meneghiniana, C. glomerata, Fragilaria brevistriata* の5種である。

Nitzschia closterium は津，部田，江戸橋，白子，磯山，上野，楠，川越，城南，伊曽島，天白・松ケ崎，松阪の113池に出現し，特に楠，城南，天白・松ケ崎の地区に多い。塩分に対する分布範囲は Cl 0.5～8‰であった。本種は海の沿岸性珪藻として知られ，また小久保・佐藤（1947）は十三潟の Cl 2.49～16.15‰ の水域，小久保（1944）は鍬崎池（表層 Cl 4.45‰）などの汽水域からも報告している。

Chaetoceros similis は海の沿岸性珪藻であるが，香良州，阿漕，津，江戸橋，川越，城南，松阪の11池に出現し，塩分に対する分布範囲は Cl 0.6～6‰で *Nitzschia closterium* の分布範囲と同じく低鹹水域まで分布し得る。本種はわが国では未報告の種類のようであるが，養鰻池においては「水変り」の後に著しく増殖することが本調査以降の研究結果から明らかとなり，「水変り」の回復期の指標種と考えられる種類である（伊藤・岩井 1958 a)。

Cyclotella Meneghiniana は好鹹性種で三重県養鰻池の全池から出現し，量的にも卓越し，構成種として重要な種類である。分布塩分範囲は Cl 0.23～10.29‰（天然池）で特に Cl 0.5～5‰の池で量的に卓越していた。わが国では服部が諏訪湖から，森は琵琶湖から報告しているようであるが（小久保 1944），Rawson and Moore (1944) はカナダの鹹湖 (total solid 120,000 p. p. m.) に出現することを報告し，Kolbe (1927) は北ドイツの半鹹水域に広く分布することを報告している。

Cyclotella glomerata は *C. Meneghiniana* と同じく養鰻池全池から採集された。分布塩分範囲は Cl 0.23～9.32‰で，特に Cl 0.5～4‰で量的に卓越し，*C. Meneghiniana* の分布範囲と一致している。両種は三重県養鰻池に出現する主要な珪藻と考えられる。

Fragilaria brevistriata は香良州，雲出，阿漕，部田，白子・磯山，上野，楠，川越，天白・松ケ崎，松阪の88池に見出され，特に香良州，雲出，上野地区の池群で豊富であつた。分布塩分範囲は Cl 8‰を上限とするが，特に Cl 5‰以下の低鹹域で量的に卓越していた。

以上5種の他，注目すべき種類として次の2種があげられる。*Skeletonema costatum* は海の沿岸性珪藻であり，海産系であるが天然汽水池の Cl 1.9‰ の低鹹域にも分布することが明らかとなった。また *Stephanodiscus carconensis* var. *pusilla* は従来，わが国では琵琶湖ならびにその水系のみから報告されていたが（Skvorzow 1936，根来 1954 a，1954 b），本調査によって阿漕，楠，川越，城南，伊曽島，天白・松ケ崎，松阪地区の養鰻池にも分布することが判明した。分布塩分範囲は Cl 0.5～12.93(天然池)‰である。

2)．主要種の地域的分布

伊勢湾西岸汽水性養鰻池におけるプランクトン植物の主要種である藍藻類16種，緑藻類34種，珪藻類42種の分布は Tables 1，2，3に示した。全地域に分布するのは緑藻類の *Scenedesmus quadricauda* と珪藻類の *Cyclottella Meneghiniana, C. glomerata* の3種である。量的には *Scenedesmus* は松阪，川越地区を除いて極めて貧弱であり，珪藻類の *Cyclotella Meneghiniana, C. glomerata* の2種は香良州，川越，城南，松阪地区で量的にも卓越した。

Table 1. Geographical distributions of blue-green algae in eel-culture ponds in Mié Prefecture.

	Isojima	Jōnan	Kawagoé	Kusu	Shiroko Isoyama	Ueno	Edobashi	Heta	Tsu	Akogi	Kumozu	Karasu	Matsugasaki Tenpaku	Matsuzaka
Microcystis aeruginosa			r	r		+	r	rr				rr	rr	+
M. sp.			+	+		r	r	r		rr	+	+		r
Chroococcus dispersus	+	r	r	c	c	c	c	+	+	+	+	+		+
C. limneticus			+	+	+	c		+						r
C. minutus		rr		r	+	r						r		
Coelosphaerium Kuetzingianum			+	+	rr	+		+						rr
Merismopedia tenuissima	r	r	rr	+	+	+		c	r			rr		r
M. punctata			c	+				c			r			rr
Synechococcus sp.	+	+		+	+	+	c	r	c	c	+		rr	r
Phormidium tenue		rr	c	rr		c	rr	rr				rr	rr	c
Oscillatoria tenuis		rr	r											rr
Anabaena spiroides			r			r	r							rr
A. sp. (a)					rr	rr								
A. sp. (b)			rr											
Anabaenopsis circularis	rr		rr											
Lyngbya Martensiana			r											

それに次いで広く分布するものは藍藻類の *Chroococcus dispersus*, *Synechococcus* sp. 緑藻類の *Scenedesmus ecornis*, *Selenastrum gracile*, *Coelastrum micropolum*, 珪藻類の *Cocconeis scutellum*, *Synedra affinis*, *Navicula pygmaea*, *Bacillaria paradoxa* である。

3)．特殊水域の藻類相

養殖中の養鰻池は伊藤（1957 a）が指摘しているように過栄養型に属し，栄養度は非常に高い。従ってプランクトン相と，その生産は養殖の行はれていない天然池，休止池とは可成り異なるものと考えられる．また「水変り」池のプランクトン相も正常の養殖池のそれとは著しく異なると思われる。

伊勢湾西岸に分布する汽水性天然池 31 面について調査した結果は TABLE 4 に示した。藍藻類は種類数，量ともに極めて貧弱であるが，藻類相は養殖池に出現するものと大差はなく，天然池特有の種類は見出せない。これに対して珪藻類はむしろ種類は豊富であり，養殖池に出現するものと殆んど変りなく，*Cyclotella Meneghiniana*, *C. glomerata* が優占種である．しかし *Skeletonema costatum* は Cl 5.56‰ の天然池に多量に出現したが養殖池には見られない 従って養殖中の養鰻池の植物プランクトンは量的には藍藻類が豊富であるが，天然池では藍藻，緑藻は種類，量ともに貧弱で，むしろ珪藻類の種類が多い。

「水変り」池のプランクトン植物相は TABLE 5 に示した．本調査では 12 面の「水変り」池に出合った，「水変り」のひどい養鰻池ではプランクトン植物は殆んど認められず，軽度の「水変り」池では 正常池のプランクトン植物相と大差はない。TABLE 5 に示したように「水変り」池のプランクトン植物の種類は 2 種（No.408）のものから13 種を認めた池（No.

Table 2. Geographical distributions of green algae in eel-culture ponds in Mié Prefecture.

	Isojima	Jōnan	Kawagoé	Kusu	Shiroko Isoyama	Ueno	Edobashi	Heta	Tsu	Akogi	Kumozu	Karasu	Matsugasaki Tenpaku	Matuzaka
Scenedesmus quadricauda	rr	rr	+	r	rr	r	rr	rr	r	r	rr	rr	rr	+
S. armatus var. *bicaudatus*		rr	rr	r	+	rr				rr		rr		
S. opoliensis		rr	rr	r		r								
S. ecorms	r	r	rr	+	c	rr	rr			r	r	r	r	+
S. carabus		rr	rr		rr	rr					rr			rr
S. bijuga		rr	rr	rr				r	rr	rr				r
S. falcatus		rr	rr		r			rr					rr	c
S. acuminatus			r	r										
S. dimorphus							rr				r	rr		
Crucigenia rectangularis		r	rr	r	r	r	rr	r		r		r		
C. tetrapedia	rr	rr		rr		r		rr	rr			r		
Selenastrum gracile	+	+	r	+	c	+	c	rr	+	+	r			
Kirchneriella obesa			r				rr							rr
Coelastrum microporum	r	rr	r	r	rr	rr	rr	rr	rr			rr		
Tetraedron muticum			rr		r				rr			rr		rr
Tetrastrum staurogeniaeformis		rr	r		rr	rr						rr		r
Oocystis Borgei			+		r		rr							rr
O. parva			r			rr	rr	+						
Phacotus sp.										r	rr	cc		
Ankistrodesmus falcatus var. *spirilliformis*	rr	rr	r	rr	rr	r					rr	rr		r
A. falcatus var. *mirabile*		rr	rr											
A. falcatus var. *acicularis*			rr											
Quadrigula Chodatii			rr	r		rr			rr	rr		rr		
Actinastrum Hantzschii		rr	r											
Dictyosphaerium pulchellum		rr	+	r		r		rr			rr	rr	rr	r
Golenkinia radiata		rr	+	r										
Micractinium pusillum			r			rr								
Pandorina morum			r								rr			r
Spermatozopsis exultans								rr						
Trachelomonas volvocina					rr			rr				rr		r
Pediastrum tetras			rr							r		r		rr
P. duplex		rr	rr											rr
P. boryanum			rr											
Chlorella vulgaris					r		r							rr

703）もあり，池によって異なる。地域的には雲出，部田，江戸橋地区では藍藻，緑藻は種類，量ともに貧弱であったが，その他の地区の「水変り」池では比較的豊富であった。

4）．植物プランクトンの組成と塩分との関係

二重県養鰻池は例外なく塩分を含有し，その池水の塩分含有量は最少 Cl 0.44% から最大 Cl 7.95%（天然池を除く）でかなり広範囲にわたる。これらの塩分濃度は植物プランクト

Table 3. Geographical distributions of diatoms in eel-culture ponds in Mié Prefecture.

	Isojima	Jōnan	Kawagoé	Kusu	Shiroko Isoyama	Ueno	Edobashi	Heta	Tsu	Akogi	Kumozu	Karasu	Matsugasaki Tenpaku	Matuzaka
Cyclotella glomerata	r	c	c	c	c	+	r	+	rr	r	c	cc	+	cc
C. Meneghiniana	+	c	cc	+	+	+	rr	+	rr	r	r	cc	+	cc
C. planktonica			rr	rr	rr			rr		r				rr
Stephanodiscus carconensis	rr	rr	rr	rr						rr			rr	rr
Coscinodiscus lacustris	rr	rr	rr	rr	r					rr	rr	r	r	rr
Cocconeis placentula		rr	rr	rr		rr							r	rr
C. scutellum	r	rr	rr			rr	rr	rr		rr	r	rr	rr	rr
Fragilaria brevistriata			+	rr	+	c		r		r	c	c	r	r
F. construens			rr		+									
Synedra ulna		rr	rr			rr								
S. affinis	r	rr	rr	rr	rr	rr		rr		rr	r	+	rr	rr
S. pulchella	r	rr	rr									r		
Achnanthes brevipes				rr	rr	rr				rr		rr	rr	rr
Navicula Reinhardtii	rr			rr								rr	r	rr
N. pygmaea	rr	rr	rr	rr	rr	rr	rr	r			rr	+	rr	rr
N. salinarum			rr	rr		r	rr			rr	rr	r	r	rr
N. peregrina			rr		rr	rr							rr	rr
N. hungarica		rr	rr	rr		r							rr	rr
N. lanceolata					rr			rr			rr	rr		
Nitzschia closterium	r	cc	r	c	+	r	r	rr	rr				c	+
N. hungarica		rr		rr	r	rr	r							rr
N. tryblionella		rr	rr	rr	rr	rr				rr		r	rr	rr
N. sigma			rr	rr	rr		r	rr		rr	rr			
Bacillaria paradoxa	rr	rr	rr	rr	rr	rr	rr	rr		rr	rr	rr	rr	rr
Tropidoneis lepidoptera	rr	rr	rr	r		rr			rr					
Gyrosigma acuminatum		rr	rr				+	rr				rr		rr
Pleurosigma salinarum		rr			rr									rr
P. elongatum		rr				rr	+	r	+				rr	
Gomphonema parvulum			rr								rr	rr		rr
Amphiprora alata	rr	rr	rr	rr	rr	rr						rr	rr	rr
Cymbella tumida	rr	rr	rr		+								rr	
Epithemia gibberula						rr	rr		rr		rr	r		
Rhoicosphenia curvata		rr										rr	rr	
Anomoeneis sphaerophora	rr		+	rr		+							r	
Mastogloia Smithii	rr			rr									rr	r
Stauroneis phoenicenteron			rr											
Surirella striatula		rr					r							
Melosira Juergensii		rr								rr	rr		r	
M. italica		c	r	+	rr	rr								r
Skeletonema costatum	+					rr						c		r
Chaetoceros similis		rr	r				+		rr	rr		rr		rr

Table 5. Plankton flora of "Mizukawari" eel-culture ponds in Mié Prefecture.

Species \ Pond No.	208	408	616	613	702	703	704	1011	1120	02	04	003
Cl %	0.24	5.83	1.90	4.59	0.23	0.44	1.54	1.10	1.14	2.19	1.02	2.75
CYANOPHYCEAE												
Chroococcus dispersus				r	r		+					+
Synechococcus sp.			c	+	+	c	c		r			
Merismopedia tenuissima						+	+					
Anabaena spiroides				rr								
Microcystis aeruginosa			+									
CHLOROPHYCEAE												
Selenastrum gracile			+	r	+	+	+	r	r			
Chlorella vulgaris						c	c					
Oocystis Borgei						rr		+				rr
Ankistrodesmus falcatus var. *spirilliformis*						rr	r		rr			+
Dictyosphaerium pulchellum								r				
Crucigenia tetrapedia												+
Oocystis parva			rr									
Scenedesmus ecornis						r		r	r			+
DIATOMS												
Cyclotella Meneghiniana	r	rr			rr	+	r	c	+	rr	rr	c
C. glomerata	r		rr		rr	c	cc	r	+			cc
Bacillaria paradoxa	rr				rr	r			rr	rr		r
Synedra affinis	r				rr		rr					rr
Navicula salinarum	r						r				rr	rr
Coscinodiscus lacustris						r	r					
Fragilaria brevistriata	rr					+	c	+		rr		rr
Nitzschia closterium				r				rr	r			
Cymbella tumida					r	r					rr	
Amphiprora alata											rr	
Chaetoceros similis		r										

ンの分布，ならびに組成を制約する大きな要因の一つと考えられる。

a)．　種類数と塩分との関係

正常養鰻池の植物プランクトンを構成している種類と池水の塩分との関係については，塩分の低い池ほど種類数は多く，Cl 0.4～1％の範囲では出現する種類数の平均は藍藻類９，緑藻類14，珪藻類10種であった。塩分が濃くなるほど，種類は少くなり，Cl　7～8％では藍藻類３，緑藻類３，珪藻類11種で池水の塩分の増加に伴って珪藻類の占める割合は増加する傾向が見られた。このように三重県養鰻池のプランクトン植物相は池水の塩分含有量が高いほど単調となり，特定の種類のみが卓越する傾向が見られ，塩分含有量の少い低鹹池では種類数は豊富である。この傾向は藍藻類ならびに緑藻類で特に顕著であった。またこれらの傾向はプランクトン動物相と塩分との関係に一致する（伊藤 1957 a)。

b)．　プランクトン植物の分布と塩分との関係

プランクトン植物の分布と塩分との関係は Figs 2，3 に，またその出現頻度と塩分との関

Pond / C / Species
CYANOPHYCEAE
Chroococcus dispersus
C. minutus
Phormidium tenue
Synechococcus sp.
Anabaenopsis circulari
CHLOROPHYCEAE
Selenastrum gracile
Scenedesmus quadricau
Spermatozopsis exulta
Flagellata
DIATOMS
Cyclotella Meneghini
C. glomerata
C. planktonica
Bacillaria paradoxa
Fragilaria brevistriat
Coscinodiscus lacustri
Synedra affinis
S. pulchella
Skeletonema costatum
Navicula salinarum
N. pygmaea
N. Reinhardtii
Nitzschia closterium
Mastogloia Smithii
Amphora veneta
Tropidoneis lepidopte
Cocconeis scutellum
Epithemia gibberula
Diploneis elliptica
Stephanodiscus carcon

3, R に 3^2, ＋に 3^3, C に 3^4, CC に 3^5 と夫々数値を与え中村（1957）に倣い出現指数を算出しFIGS 4, 5, 6 に示した。

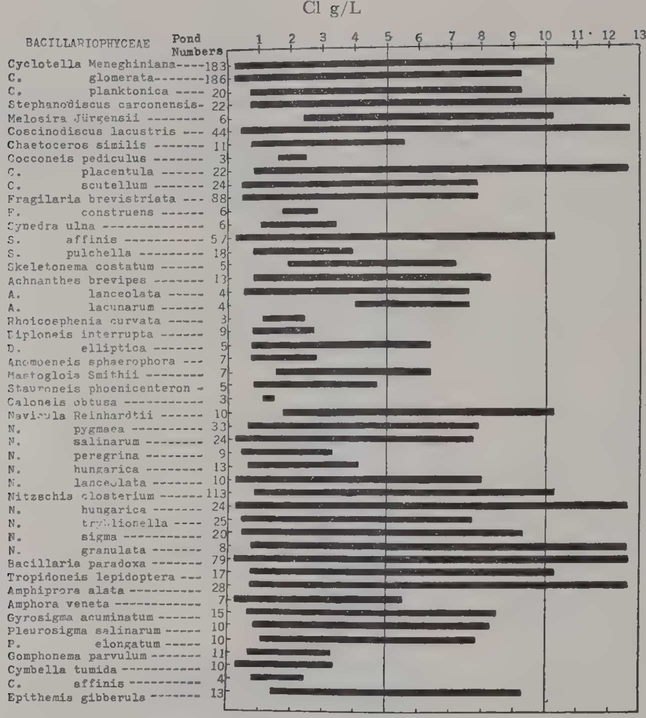


Fig. 3. Distribution ranges of diatoms in brackish-water fish ponds in Mié Prefecture, Middle Japon.

藍藻類の *Chroococcus dispersus* は Cl 6 ‰以上の養鰻池で量的に卓越し，優占種をなしている。

Synechococcus sp. は可成り広範囲にわたり，特に Cl 4～5 ‰で豊富である。この 2 種は三重県養鰻池に分布する重要な種類であり，分布は広範囲にわたるが，量的には Cl 4 ‰以上の高鹹域に特に卓越している点大きな特徴といえよう。

Microcystis aeruginosa は Cl 6 ‰以上には見られず，特に Cl 1 ‰以下の低鹹域に量的に卓越し，上述の 2 種の藍藻類と対照的である。その他の藍藻の中，高鹹域に量的に卓越しているものには *Merismopedia tenuissima* があり，低鹹域では *Chroococcus limneticus* (Cl 2～3 ‰)，*Coelosphaerium Kuetzingianum* (Cl 1～3 ‰)，*Phormidium tenue* (Cl 1 ‰以下) などがある。

緑藻類は一般には量的に貧弱であるが，その中 *Selenastrum gracile* は前述のように分布の巾も広く，且つ量的にも最も卓越している。特に Cl 3～7 ‰の高鹹域に豊富である。その他の種類は量的に著しく貧弱であり，Cl 5 ‰以下の低鹹域に多く見られる。

珪藻類は主要種である *Cyclotella Meneghiniana, C. glomerata, Fragilaria brevistriata* の 3 種は分布範囲も可成り広く，三重県のすべての養鰻池に出現することは前に述べた。量的に

Table 6. Occurrences of blue-green algae in eel-culture ponds of various chlorinity.

	Collected ponds	Chlorine contents of the pond water Cl ‰													
		0.1～0.5	0.5～1.0	1～2	2～3	3～4	4～5	5～6	6～7	7～8	8～9	9～10	10～11	11～12
Microcystis aeruginosa	78	c	c	r	r	r	r	rr						
M. sp.	51		+	+	+	+	r					rr		
Chroococcus dispersus	108	r	+	+	+	+	+	+	c	c	r			
C. limneticus	50		r	+	+	+								
C. minutus	12		+	+	r		r			+				
Coelosphaerium Kuetzingianum	46		+	+	c	+	r							
Merismopedia tenuissima	31	r	r	r	+	+	+	+						
M. punctata	48		r	+	+	+	r							
Synechococcus sp.	64	+	+	+	+	+	+	+	c	+	+	r		
Phormidium tenue	49		c	+	+	+	r	rr	r					
Oscillatoria tenuis	9		+	r								rr		
Anabaena spiroides	25	r	r	r	rr	rr	rr	+	c					
A. sp.	12	rr		rr	rr		r							
Anabaenopsis circularis	7		+	rr	rr	r								
Lyngbya Martensiana	6		r	rr										

は Cl 5 ‰以下の池に豊富で，Cl 5 ‰以上では貧弱となる。また海産種の *Nitzschia closterium* は Cl 1 ‰以下の低鹹域にも可成り分布するが，特に Cl 7～8 ‰で豊富である。

5)．植物プランクトン細胞の大きさと塩分との関係

三重県の汽水養鰻池に出現する植物プランクトンの細胞，或は群体の大きさをその長径に基き 7 段階に分け，その各々と塩分との関係を出現指数の百分率で表し Fig. 7 に示した。突起，刺毛などのある細胞の大きさは，それらを含めたものを基にした。またプランクトン植物の大きさは同一種内でも可成り個体変異があるが，出現頻度の多いものの大きさを基準にした。プランクトン植物の大きさの段階と，それに属する種類は Table 9 に示した。5 μ 以下，及び 5～10μ の “micron algae” は低鹹から高鹹にわたり養鰻池のかなりの構成要素を占めているが，特に 5 μ 以下の種類は Cl 6 ‰以上の養鰻池で夫々40%以上を占める。従って高鹹養鰻池の植物プランクトンは “micron algae” で代表されると見てよい。この結果は伊藤（1957 b）の推定と一致する。これらの高鹹養鰻池の代表的植物プランクトン群集は *Chroococcus dispersus—Selenastrum gracile* 或は *Synechococcus* sp.—*Selenastrum gracile* である。

次に10～100μ の大きさに属するプランクトン植物は Cl 5 ‰以下の養鰻池に多く見られたが，いずれも量は貧弱である。100μ 以上の大型プランクトン植物は Cl 6 ‰以下の低鹹域に多く出現し，特に Cl 1 ‰以下の淡水に近い養鰻池に量的に卓越している。これらの低鹹域では大型プランクトン植物が卓越するのみでなく，また “micron algae” も 10～20% を含み，種数，量ともに豊富で植物プランクトン群集は可成り複雑である。この点高鹹池のそれと著しく対照的である。

Table 7. Occurrences of green algae in eel-culture ponds of various chlorinity.

	Collected ponds	Chlorine contents of the pond water Cl ‰												
		0.1~0.5	0.5~1.0	1 ~ 2	2 ~ 3	3 ~ 4	4 ~ 5	5 ~ 6	6 ~ 7	7 ~ 8	8 ~ 9	9 ~10	10~11	11~12
Scenedesmus quadricauda	101	rr	r	r	r	r	r		r	rr				
S. armatus var. *bicaudatus*	24		rr	rr	rr	rr			+	+				
S. opoliensis	19		r	rr	rr	rr	r							
S. ecornis	72	r	+	+	+	rr	rr			r				
S. carabus	13		rr	rr	rr		rr							
S. bijuga	10		r	r	r	r			r					
S. falcatus	33	r	r	r	r	r	r							
S. acuminatus	32	r	+	r	+	r	rr							
S. dimorphus	5			rr			r							
Crucigenia rectangularis	27		rr	r	r	+	rr							
C. tetrapedia	10			r	r	r	r							
Selenastrum gracile	113	+	+	+	+	+	+	r	c	c				
Kirchneriella obesa	11		r	r	r	+								
Coelastrum microporum	24		r	+	r	r	rr							
Tetraedron muticium	12		rr	r	r									
Tetrastrum staurogeniaeformis	6		rr	rr	r	rr								
Oocystis Borgei	35	rr	r	r	+	r	r	rr						
O. parva	16	rr	rr	rr	r	r	r							
Ankistrodesmus falcatus var. *spirilliformis*	51	rr	rr	rr	rr	r	r		r	r				
A. falcatus var. *mirabile*	9		r	rr	r	rr								
A. falcatus var. *acicularis*	5	rr	rr	rr	rr									
Quadrigula Chodatii	9		rr	r	rr	r								
Actinastrum Hantzschii	15		+	r	rr									
Dictyosphaerium pulchellum	55		+	+	+	r	r							
Golenkinia radiata	18		+	+	r									
Micractinium pusillum	5		r	r										
Pandorina morum	4		r	r		rr								
Spermatozopsis exultans	15		r	r	r	+				r	+			
Trachelomonas volvocina	7			rr					rr		rr			
Pediastrum tetras	7		r	r										
P. duplex	12		rr	r										
P. Boryanum	3			r										
Chlorella vulgaris	7	+		+	r		r			+	r			

6). 要 約

汽水性養鰻池の植物プランクトン相についての野外調査の結果は次のように要約できる。

a). 確認できたプランクトン植物は藍藻20種，緑藻56種，珪藻110種，計186種である。これらの中，藍藻，緑藻は主として淡水産，珪藻は好鹹性種から構成され，量的には藍藻が卓越し，緑藻，珪藻は貧弱であった。

Table 8. Occurrences of diatoms in eel-culture ponds of various chlorinity.

	Collected ponds	Chlorine contents of the pond water Cl ‰												
		0.1～0.5	0.5～1.0	1～2	2～3	3～4	4～5	5～6	6～7	7～8	8～9	9～10	10～11	11～12	12～13
Cyclotella glomerata	186	r	+	c	c	+	+	r	r	r	rr	rr			
C. Meneghiniana	183	r	+	c	+	+	+	rr	rr	rr	r		rr		
C. planktonica	20		r	rr					rr	rr					
Stephanodiscus carconensis	24		rr	rr	rr	rr			rr				rr		rr
Coscinodiscus lacustris	44	rr	rr	rr	+	+			rr	r					r
Cocconeis placentula	22		rr	rr	rr	rr	rr								r
C. scutellum	24	r	rr	rr	rr	rr	rr	r	rr	rr	rr	rr			rr
Fragilaria brevistriata	88	+	+	+	+	r	r		rr	rr					
F. construens	6			+	r										
Synedra ulna	6			rr	rr	rr									
S. affinis	57	rr	r	r	r	r		r	rr	rr		rr	rr		
S. pulchella	18		rr	rr	r	rr	rr								
Achnanthes brevipes	13		rr	rr	rr	rr	rr	rr	rr		rr				
Navicula Reinhardtii	10			rr	rr	rr		r	r				rr		
N. pygmaea	33		r	rr	rr	rr	rr	rr	rr	rr					
N. salinarum	24	r	rr	r	rr	rr	rr			r					
N. peregrina	9	rr		r	rr	rr									
N. hungarica	13		rr	rr	rr		rr								
N. lanceolata	10	rr	rr	r		rr			rr	rr					
Nitzschia closterium	113		rr	c	r	rr	r	r	r	r					
N. hungarica	24	r	rr	rr	rr	rr	r			rr					rr
N. tryblionella	25	rr	rr	rr	rr	rr	rr		rr	rr					
N. sigma	20	rr	rr	rr	rr	r			rr	rr		rr			
Bacillaria paradoxa	79	rr	r	rr	rr	rr	rr	rr	r	r					r
Tropidoneis lepidoptera	17		rr	rr	rr	r	rr		rr				rr		
Gyrosigma acuminatum	15		rr	rr	r	rr				r	rr				
Pleurosigma salinarum	10		rr	rr	rr				r	r	rr				
P. elongatum	10			rr	rr	rr	r		r	r					
Gomphonema parvulum	11		rr	rr		rr									
Amphiprora alata	28		rr	rr	rr	rr	rr		rr						rr
Cymbella tumida	10	rr		rr	rr	rr									
Epithemia gibberula	13			rr	rr	r			rr	r		r			
Phoicosphenia curvata	3			rr	rr										
Anomoeneis sphaerophora	7		rr	r	r										
Mastogloia Smithii	7			r	rr				r						
Stauroneis phonicenteron	5			r	rr	rr									
Surirella striatula	4			rr	rr										
S. robusta	4			rr	rr										
Melosira Juergensii	7				rr	r			r	rr			rr		
M. italica	35		+	c	c				rr						
Skeletonema costatum	5			rr		rr		+		+					
Chaetoceros similis	11		rr	+	rr		+	rr							

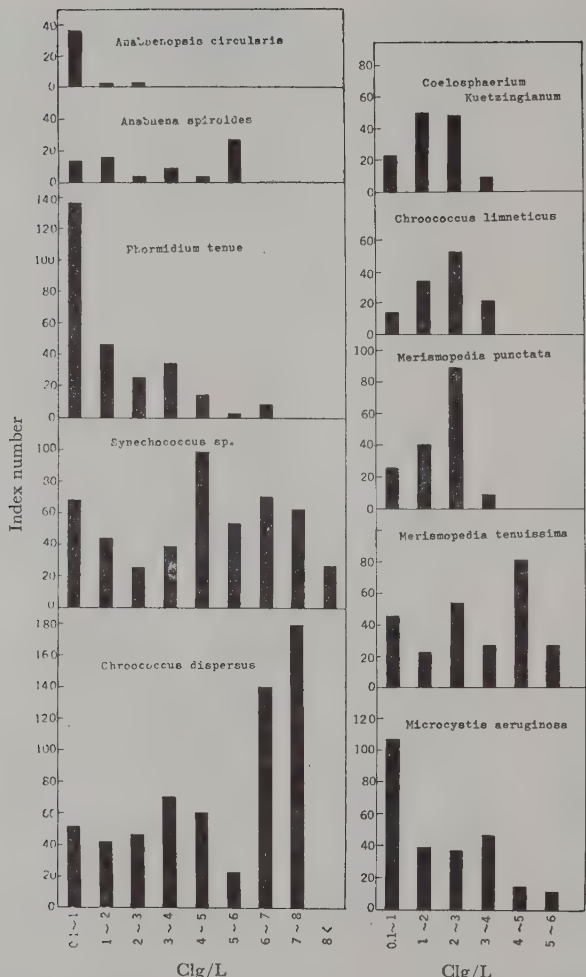


Fig. 4. The relation between the relative frequencies of phytoplankters and salinity of brackish-water eel-culture ponds in Mié Prefecture. Vertical axes show the index numbers of frequency.

b). 分布と塩分濃度の関係は藍藻，緑藻の大部分は Cl 5 ‰を分布上限とし，低塩分濃度の池ほど藻類相は豊富となる。珪藻については池水の塩分と分布の関係は明瞭でなかった。

c). 植物プランクトン細胞の大きさの組成と塩分の関係については，塩分濃度の低い池は大型及び小型のプランクトン植物が混在し，大きさの組成は複雑であるが，塩分濃度の高い池では小型の “micron algae” が主成分となり，大きさの組成は単調となる。

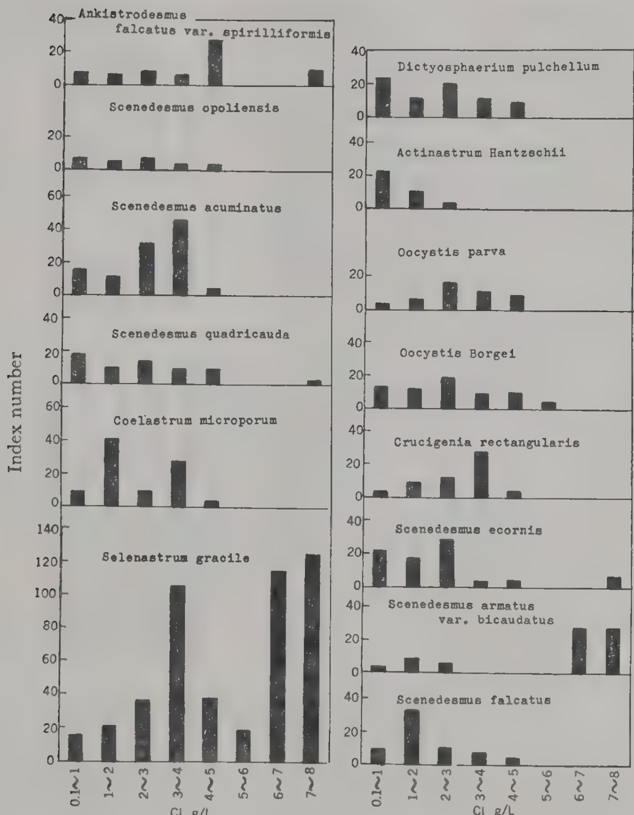


Fig. 5. The relation between the relative frequencies of phytoplankters and salinity of brackish-water eel-culture ponds in Mié Prefecture. Vertical axes show the index numbers of frequency.

d). 植物プランクトンの中，藍藻と緑藻はウナギ養殖池では種類は豊富で，現存量も大きいが，天然池では緑藻，藍藻は種類，量ともに極めて貧弱である。しかし珪藻類は量は貧弱であるが種類は豊富である。

III　植物プランクトンの季節的消長

1. 緒　　　言

植物プランクトンの季節的消長に関しては Pearsal (1922, 1923, 1930, 1932), Lund (1942, 1949, 1950 a, 1950 b, 1954), Hodgetts (1921 a, 1921 b, 1922), Flint (1950), Godward (1937), Transeau (1916), West et al. (1912). 等の多くの研究があり，消長を支配する要因としては水温，光，溶存化学物質，特に栄養塩類が重要であることが明らかにされ，更に最

近では CHU (1942, 1943), RODHE (1948), JφRGENSEN (1957) は植物プランクトン培養の実験的研究によって消長を支配する要因として栄養塩類が最も重要であることを報告している。しかしながら RODHE (1948), SMITH (1950) も指摘しているように，植物プランクトンの生活環境は数多くの要因の組合さった結果として表われるものであり，また生物相互の関係も加わり，非常に複雑であって植物プランクトンの季節的消長を完全に理解するためには，更に今後の研究に俟たなければならぬ多くの問題がある。

養魚池の植物プランクトンの季節的消長については古くは川村（1921）によって水温の高低が植物プランクトンの消長に重要な関係を持つことが明らかにされた。また養鰻池に起る「水変り」に関する研究から稲葉（1937）は植物プランクトンの消滅の原因として栄養塩類の欠乏，松江・平野（1955）は水中の炭酸量不足が重要であり，伊藤（1955 a，1955 b，1957 b）ならびに伊藤・岩井（1956，1957，1958，1959 a，1959 b）は動物プランクトン，特に輪虫類による捕食の重要性を挙げている。これらは主として植物プランクトンの消滅の原因について研究が進められたが，季節的消長に関しては中村（1958）による植物プランクトンの質，量の目安となる池水の水色，透明度，粒子組成の季節的消長に関する研究，稲葉(1958)，佐野(1959)による静岡県の養鰻池における研究等があるが，全体的に見ると養鰻池における植物プランクトンの季節的消長に関する我々の知識は豊富ではない。

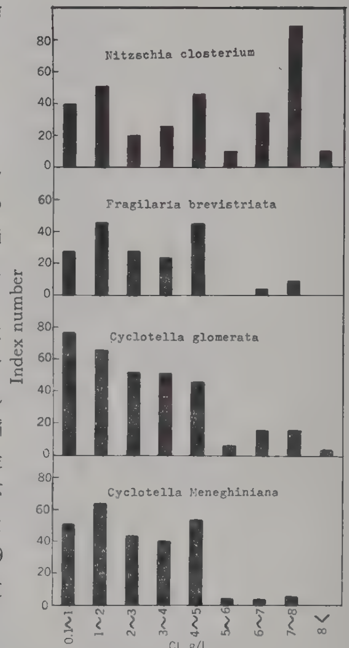


Fig. 6. The relation between the relative frequencies of phytoplankters and salinity of brackish water eel-culture ponds in Mié Prefecture. Vertical axes show the index numbers of frequency.

本研究は1955年5月から1959年12月の5ヶ年にわたり，津市江戸橋地区（K-2池，O-2池），津市島崎地区（M-2池），三重郡楠町（S-2池）の4面の養鰻池における植物プランクトンの季節的消長の調査結果を総括したものである。

2. 研究方法

1). 観　　測

K-2，O-2池は1955～1957年の3ヶ年，M-2池は1956～1957年の1ヶ年，S-2池は1958～1959年の2ヶ年にわたり観測を行った。観測間隔は1週間に1～2回を原則とし，時刻は午前10～12時の間を選んだ。採水は表層水について行い，水温，pH，溶存酸素，水色，透明度は現場で，pHは比色法，溶存酸素はWinklerの沃素摘定法，透明度は直径5cmの中村式透明度板を用いて測定した。

2). 水　　質

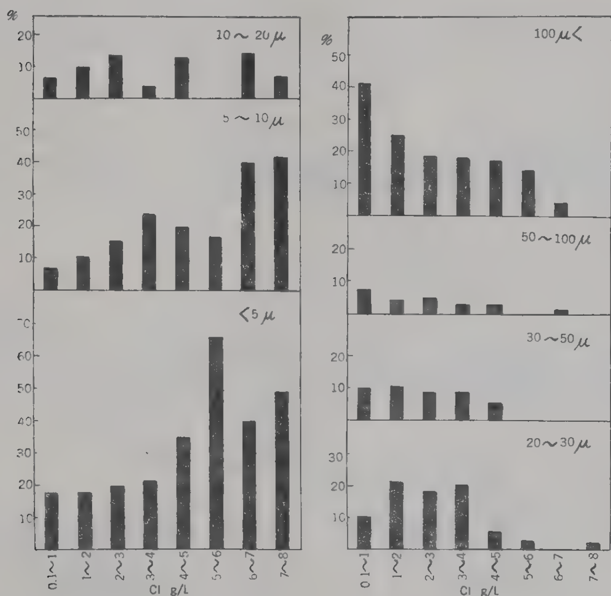


Fig. 7. Size composion of phytoplankton in brackish water eel-culture ponds in Mié Prefecture.

Table 9. The sizes of the phytoplankters in brackish water eel-culture ponds in Mié Prefecture.

	Size	Species
I	< 5 μ	*Chroococcus dispersus*, *Synechococcus* sp.
II	5 ～ 10 μ	*Cyclotella glomerata*, *Chroococcus minutus*, *Scenedesmus ecornis*, *Selenastrum gracile*, *Chlorella vulgaris*, etc.
III	10 ～ 20 μ	*Merismopedia tenuissima*, *Scenedesmus armatus* var. *bicaudatus*, *Crucigenia rectangularis*, *Oocystis Borgei*, *Cyclotella Meneghiniana* etc.
IV	20 ～ 30 μ	*Microcystis* sp., *Coelosphaerium Kuetzingianum*, *Scenedesmus falcatus*, *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis*, etc.
V	30 ～ 50 μ	*Scenedesmus dimorphus*, *Actinastrum Hantzschii*, *Coelastrum microporum*, *Golenkinia radiata*, *Scenedesmus opoliensis*, *S. acuminatus* etc.
VI	50 ～ 100 μ	*Anabaena* sp., *Anabaenopsis circularis*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Pediastrum tetras*, *P. boryanum*, *Quadrigula Chodatii*, *Micractinium pusillum* etc.
VII	100 μ <	*Microcystis aeruginosa*, *Phormidium tenue*, *Chroococcus limneticus* etc.

表層水を採水し，現場で測定しなかった水質を実験室で分析した。Cl は硝酸銀滴定法，アルカリ度は B.C.P. アルカリ度を調査養鰻池の凡てについて分析し，更にK-2，O-2，M-2池では栄養塩類の分析も行った。分析法はNH_4-N は Nessler 試薬，NO_3-Nは Diphenylamin

法，NO_2-N は G. R. 試薬，PO_4-P は Deniges-Atkins 法，SiO_2 は Diénert-Wandenbulke 法（菅原 1942, 三宅・松居 1943)，Fe は吉村（1939）の方法で分析した。

3). 植物プランクトン

池水約100cc を酸素瓶に採水し，ホルマリンを加えて固定し，静置，沈澱させた後10〜20倍に濃縮した。細胞は血球計算盤を用いて出現するプランクトン植物を種類別に計数し，池水 1 cc 当りの細胞数を算出した。*Microcystis* などの大型プランクトンについては同時に採集した net plankton を参考にした。

3. 研 究 結 果

養鰻池における植物プランクトンの季節的消長，ならびに水質の変化は FIGS. 8, 9, 10, 11; TABLES 10, 11, 12, 13 に示した。これらの資料に基いて K-2, O-2, M-2, S-2 池における季節的消長を総括して述べる。水質は各月別の最高〜最低値を表示した。

1). K-2 池 (FIG. 8, TABLE 10)

a). 1955年度の季節的消長

5〜6月の植物プランクトンは，藍藻類の *Chroococcus dispersus*, 緑藻類の *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis*, 珪藻類の *Navicula seminulum* などが量的に卓越するが藻類相は単調であった。6月中旬にはこれらの3種は全く消滅した。この時期は「水変り」で養殖魚に可成りの被害があり，輪虫類の *Brachionus plicatilis* が異常増殖をした。その後珪藻類の *Chaetoceros similis* が大増殖をしたが永続せず，約1ケ月で消滅し，盛夏には緑藻類の *Micractinium pusillum* が出現，一時的に大増殖をし，他に緑藻類の *Oocystis parva*, 珪藻類の *Nitzschia closterium* なども出現したが，藍藻類は全く出現せず，現存量は5月初めに比べて貧弱であった。*Micractinium pusillum* の出現は珪藻類の *Chaetoceros similis* の出現より幾分遅いが,「水変り」の回復期と一致する。8月下旬から緑藻類の *Euglena* sp. が出現，急激に増殖して11月下旬まで優占種として持続した。この *Euglena* 群集には7月以来持続した緑藻類の *Oocystis parva*, 珪藻類の *Nitzschia closterium*, *Cyclotella glomerata* などが混在し，また10月以降には緑藻類の *Scenedesmus tetradesmiformis*, *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis*, *Chlamydononas* sp., 珪藻類の *Navicula seminulum* が出現し，*Euglena* sp. の衰退した12月以降に量的に卓越し，冬期の優占種群となった。池水の塩分は9月までは Cl 5〜6.9‰で可成り高鹹であったが，10月以降は Cl 3〜4‰に低下した。栄養塩類で特に顕著な変化の見られたのは6月中旬の「水変り」後で，各栄養塩が著しく増加し，またその変動も大きく，この状態は12月まで持続した。アルカリ度はウナギの養殖季節の進むに従って次第に増加する傾向を示した。

b). 1956年度の季節的消長

1956年度は藍藻類の *Chroococcus dispersus* が量的に周年卓越し，また夏期には *Merismopedia tenuissima* が，秋には *Gomphosphaeria lacustris* が出現し，これらの藻類が1956年度K-2池における植物プランクトン群集の重要な構成種であったことは，前年度と著しく異なっている。

春から初夏（4〜6月）の植物プランクトン群集は藍藻類の *Chroococcus dispersus* が最も

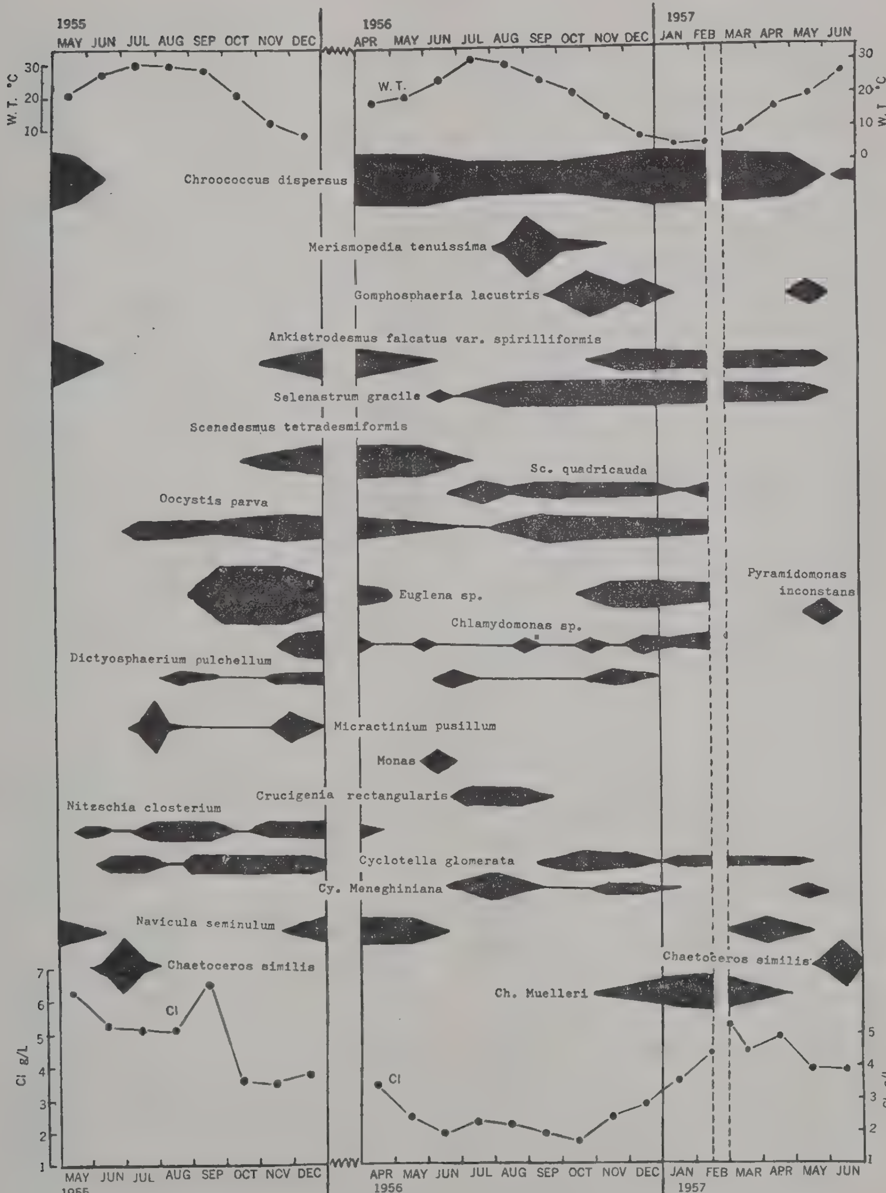


Fig. 8. The seasonal changes of phytoplankers in a brackish water eel-culture pond K-2 from 1955 to 1957, Tsu City, Mié Prefecture.

Table 10. The seasonal changes of physico-chemical factors in eel-culture pond K-2 from 1955 to 1957. The figures indicate the maximum and minimum values in each month.

1955		May.	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.
W. T.	°C	20.5 —23.1	23.6 —31	28.6 —32.9	28.3 —30.8	25 —32.1	18.2 —24	11.2 —14.9	8.4 — 9.3
Trans.	cm	22 —30	27 —90	43 —59	32 —45	24 —42	46 —60	30 —49	36 —39
pH		9.1 — 9.7	7.3 — 9.3	7.6 — 8.7	7.6 — 8.0	8.6 — 9.2	7.4 — 8.0	8.7 — 9.3	9.2 — 9.3
O_2	cc/l	8.6 —15.8	1.1 —15.4	3.3 — 7.2	3.2 — 4.9	3 —19.8	2.5 — 6.7	7.4 —12.0	8.0 — 9.2
Cl	‰	6.0 — 6.2	4.7 — 5.6	4.9 — 6.2	5.9 — 6.2	6.1 — 6.9	3.2 — 3.9	3.3 — 3.6	3.6 — 3.7
Alkalinity	m.e./l	1.9 — 2.2	2.1 — 3.1	2.7 — 3.1	3.0 — 3.4	3.5 — 4.3	3.1 — 3.2	2.3 — 3.1	2.1 — 2.2
NH_4-N	mg/l	1.4 — 2.2	2.7 — 5.0	2.5 — 3.8	2.3 — 5.5	2.6 — 3.6	1.2 — 2.0	0.2 — 2.5	0.3 — 0.3
NO_3-N	mg/l	0.002	Tr. — 0.03	Tr. — 0.08	0.003— 0.02	0.01— 0.04	0.01— 0.05	0.07— 0.71	0.09— 0.15
NO_2-N	mg/l	Tr.	Tr. — 0.004	Tr. — 0.04	Tr. — 0.46	0.04— 0.40	0.02— 0.09	0.12— 0.91	0.11— 0.16
PO_4-P	mg/l	1.36— 1.85	1.49— 2.08	0.28— 1.92	0.44 — 0.93	0.90— 1.61	1.33— 1.50	0.97— 1.41	0.98— 1.14
Fe	mg/l	0.09— 0.17	0.22— 0.63	0.21— 0.70	0.09 — 0.26	0.13— 0.18	0.10— 0.24	0.03— 0.08	0.09— 0.11

1956		Apr.	May.	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.
W. T.	°C	16 —20	16.1 —22.3	22 —26	27.9 —33.1	26.1 —31.6	20.1 —29	16 —25	10.6 —15.3	5 — 8.2
Trans.	cm	10 —12	9 —24	21 —35	24 —38	16 —28	24 —27	21 —27	22 —30	31 —34
pH		8.4 — 9.2	7.1 — 9.2	7 — 7.8	7.5 — 9.6	7.7 — 8.8	7.6 — 8.6	7.6 — 8.0	7.5 — 8.9	9 — 9.4
O_2	cc/l	9.6 —18	2.3 —14.6	1.7 — 5.7	3.7 —11.7	2.7 — 8.8	3.9 — 8.0	3.1 — 7.2	4.4 — 8.2	9.7 —10
Cl	‰	3.2 — 3.6	1.9 — 2.8	1.8 — 1.9	1.9 — 2.4	2.0 — 2.4	1.6 — 2.2	1.5 — 1.8	2.0 — 2.8	2.2 — 3.4
Alkalinity	m.e./l	0.9 — 1.3	0.6 — 0.9	0.8 — 0.9	1.5 — 2.4	1.3 — 1.4	0.9 — 1.4	0.8 — 1.1	1.2 — 1.5	1.2 — 1.3
SiO_2	mg/l	17.1	14.9 —25.9	17.7 —35.2	14.7 —24.4	1 — 3	0.7 — 4.1	1.2 — 4.5	2.7 — 6.3	2 —16.7
NH_4-N	mg/l	0.21— 0.71	0.24— 0.95	0.19— 0.58	0.23—1.11	0.51— 1.92	1.32— 2.4	1.11— 3.57	2.78— 5.45	0.33— 3.33
NO_3-N	mg/l	0.11— 0.22	0.09— 0.25	Tr. — 0.15	0.01— 0.50	0.01— 0.17	Tr. — 1.0	0.11— 0.17	0.05— 0.2	0.26— 0.3
NO_2-N	mg/l	0.06— 0.09	0.08— 0.16	Tr. — 0.13	Tr. — 0.2	Tr. — 0.15	Tr. — 0.25	0.02— 0.15	0.10— 0.19	0.11— 0.31
PO_4-P	mg/l	0.07— 0.09	0.06— 0.46	0.02— 0.11	0.14— 0.42	0.03— 0.67	0.03— 0.07	0.01— 0.04	0.03— 0.06	0.02— 0.03

1957	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May.
W. T. °C	3.7 — 7.8	3.2 — 8.7	6.6 —11.7	13.2 —19.1	17.6 —22.8
Trans. cm	15 —26	18 —19	16 —21	18 —25	15 —35
pH	9.1 — 9.5	8.8 — 9.3	8.3 — 9.1	8.1 — 9.1	7.4 — 9.5
O_2 cc/l	7.5 — 8.8	7.2 — 8.4	6.3 — 9.0	5.8 —12.5	4.3 —12.6
Cl ‰	3.1 — 3.9	4.3 — 6.1	3.7 — 4.8	4.3 — 5.5	3.6 — 4.1
Alkalinity m.e./l	1.1 — 1.6	1.1 — 1.3	0.8 — 1.7	1.3 — 1.4	1.4 — 1.7
SiO_2 mg/l	4.8 —21.7	19.4 —22.4	14.0 —35.0	3.5 —28.5	7.4 —11.8
NH_4-N mg/l	0.34— 1.69	0.61— 4.80	0.13— 1.82	0.41— 0.71	0.48— 1.60
NO_3-N mg/l	0.02— 0.12	0.001—1.0	Tr. — 0.06	Tr. — 0.02	0.02— 0.05
NO_2-N mg/l	0.02— 0.07	0.02 — 0.03	Tr. — 0.03	0.02— 0.05	0.01— 0.06
PO_4-P mg/l	0.03— 0.08	0.10— 0.11	0.02— 0.18	Tr. — 0.07	0.07— 0.10
Fe mg/l	1.6 — 2.1	1.3 — 1.9	1.5 — 6.7	1.3 — 3.1	1.2 — 1.5

Table 11. The seasonal changes of physico-chemical factors in eel-culture pond O-2 from 1955 to 1957. The figures indicate the maximum and minimum values in each month.

1955	May.	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.
W. T. °C	19.5 —22	22.6 —25.5	27.5 —32.5	27.6 —30.8	25 —27.2	16.8 —23.9	11.9 —14.8	6 —10
Trans. cm	48 —80	29 —68	27 —68	25 —45	26 —41	36 —57	22 —40	22
pH	7.3 — 8.8	7.1 — 7.7	7.4 — 8.7	7.5 — 7.6	7.6 — 8.4	7.4 — 7.7	8.2 — 8.6	8.6 — 8.5
O_2 cc/l	2.1 — 5.6	1.3 — 3.5	1.6 — 8.1	1.7 — 4.4	3.5 — 7.3	1.5 — 4.6	6.6 — 9.6	8.9 — 9.6
Cl ‰	4.8	4.3 — 5.0	4.1 — 4.7	4.4 — 4.9	4.6 — 5.6	3.5 — 4.7	3.1 — 3.8	2.4 — 2.7
Alkalinity m.e./l	1.6	1.6 — 2.0	2.2 — 2.8	2.5 — 2.7	2.6 — 3.4	3.1 — 3.7	2.1 — 2.7	1.7 — 1.9
NH_4-N mg/l	3 — 3.8	2.3 — 4.3	1.9 — 3.9	2.6 — 5.2	3.2 — 4.2	1.4 — 4.4	0.87— 3.5	0.61— 0.7
NO_3-N mg/l	0.01— 0.07	0.01— 0.04	0.01— 0.33	0.01— 0.02	0.01— 0.07	0.01— 0.08	0.17— 0.63	0.16— 0.22
NO_2-N mg/l	0.02— 0.09	0.01— 0.06	0.01— 0.56	Tr. — 0.36	0.03— 0.69	0.01— 0.30	0.32— 0.67	0.13— 0.18
PO_4-P mg/l	0.63— 0.92	0.42— 0.82	0.17— 1.43	0.58— 0.94	0.68— 1.00	0.66— 1.11	0.31— 0.55	0.05— 0.12
Fe mg/l	0.33— 0.40	0.20— 0.91	0.18— 0.96	0.15— 0.39	0.15— 0.29	0.22— 0.35	0.21— 0.44	0.77— 0.91

1956	Apr.	May.	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.
W. T. °C	15.3 —19.5	15.7 —23.1	21.5 —25.9	28.1 —32.2	26.8 —32.5	20.2 —28.4	16.8 —24.1	10.3 —15.0	4.4 — 8.1
Trans. cm	11 —27	17 —75	27 —55	24 —29	23 —26	25 —35	23 —31	23 —26	26 —31
pH	8.8 — 9.7	7.2 — 9.6	7.2 — 8.4	7.4 — 8.2	8.0 — 9.0	7.3 — 8.4	7.3 — 7.6	7.4 — 8.0	8.0 — 8.6
O_2 cc/l	6.7 —15.2	1.8 —10.8	1.5 — 7.1	2.9 — 5.6	6.7 —10.0	2.8 — 8.0	2.5 — 5.7	4.1 — 7.1	6.2 — 8.9
Cl ‰	3.7 — 3.8	2.7 — 3.5	2.2 — 2.7	3.3 — 4.5	4.8 — 5.5	2.2 — 4.1	1.9 — 2.1	2.1 — 2.3	2.5 — 3.6
Alkalinity m.e./l	0.8 — 1.1	0.8 — 1.6	1.3 — 1.6	1.1 — 2.3	1.8 — 1.9	1.1 — 1.6	1.2 — 1.4	1.5 — 1.6	1.7 — 1.7
SiO_2 mg/l	4.8 —10.5	3.0 —17.4	2.1 —22.4	1.5 —31.3	2.4 — 4.6	0.8 — 4.8	2.9 —10.2	2.4 — 4.8	3.1 — 7.6
NH_4-N mg/l	0.08— 0.17	0.21— 4.44	4 — 6	2.2 — 4.6	0.23— 2.6	2 — 6.25	2.2 — 5.56	5 — 8.33	3.64— 7.5
NO_3-N mg/l	0.03— 0.09	0.01— 0.07	0.01— 0.04	0.01— 0.05	0.01— 0.06	0.04— 0.40	0.06— 0.32	0.1 — 0.5	0.12— 1.0
NO_2-N mg/l	Tr.	Tr. — 0.1	0.01— 0.04	0.02— 0.07	0.02— 0.08	0.02— 0.32	0.06— 0.57	0.1 — 0.4	0.11— 0.20
PO_4-P mg/l	0.03— 0.19	0.02— 0.19	0.06— 0.33	0.24— 0.59	0.20— 1.11	0.05— 0.15	0.01— 0.08	0.01— 0.05	0.02— 0.03

1957	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May.
W. T. °C	4.0 — 7.4	5.6 — 8.2	5.4 —11.1	8.1 —18.9	17.1 —23.1
Trans. cm	19 —24	18 —21	15 —20	20 —55	25 —46
pH	8.3 — 8.7	7.7 — 8.1	9.7 — 9.8	7.4 — 9.6	7.3 — 7.7
O_2 cc/l	6.6 —12.0	5 — 7	7.5 —10.9	3.3 —10.6	3.3 — 8.4
Alaklinity m.e./l	3.0 — 3.6	3.5 — 5.0	3.7 — 4.3	3.1 — 4.8	2.5 — 4.2
Cl ‰	1.5 — 1.7	1.4 — 1.9	1.4 — 1.7	1.5 — 1.9	2.0 — 2.4
SiO_2 mg/l	8.3 —19.5	9.6 —15.2	1.1 —14.2	4.3 —10.7	11.8 —27.5
NH_4-N mg/l	1.8 — 6.0	3.2 — 6.3	0.21— 1.07	0.15— 0.82	1.3 — 5.2
NO_3-N mg/l	0.2 — 0.6	0.08— 0.6	Tr. — 0.15	0.01— 0.04	0.02— 0.06
NO_2-N mg/l	0.1 — 0.17	0.04— 0.07	0.02— 0.05	0.01— 0.05	Tr. — 0.09
PO_4-P mg/l	0.03— 0.14	0.10— 0.13	0.01— 0.06	Tr. — 0.03	0.07— 0.2
Fe mg/l	1.18— 1.67	2.44— 2.7	1.05— 2.38	1.01— 3.08	0.69— 1.41

豊富で，これに緑藻類の *Scenedesmus tetradesmiformis*, *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis* 珪藻類の *Navicula seminulum* が混在した。これらの群集は5月以降，徐々に減少し，6月下旬には藍藻類の *Chroococcus dispersus* を除いて消滅した。この時期は軽度の「水変り」の時期で，植物プランクトンの消滅の過程は前年同時期における植物プランクトンの消滅の経過と類似するが，前年度ほど急激ではない。またこれら植物プランクトンの消滅に至る前の5月下旬から緑藻類の *Chlamydomonas* sp., *Crucigenia rectangularis*, 種名不詳の Monas などが出現した。夏から秋（7～10月）は前述の藍藻類の *Chroococcus dispersus*, *Merismopedia tenuissima*, *Gomphosphaeria lacustris* などが量的に卓越し，更に緑藻類の *Selenastrum gracile*, *Scenedesmus quadricauda*, *Oocystis parva*, *Crucigenia rectangularis*, 珪藻類の *Cyclotella glomerata*, *C. Meneghiniana* などが出現し，群集の構造は可成り複雑となった。

冬期の植物プランクトン群集には藍藻類の *Chroococcus dispersus* と，これに緑藻類の *Selenastrum gracile*, *Euglena* sp., 珪藻類の *Chaetoceros Muelleri* が加わり，また夏期から持続した緑藻類の *Oocystis parva*, *Scenedesmus quadricauda* 11月以降に出現した *Ankistrodesmus falcatus* なども混在したが，夏期に出現した藍藻類の *Merismopedia tenuissima*, *Gomphosphaeria lacustris* は水温の低下に伴い次第に衰退，消滅した。

池水の塩分は前年度に比べ著しく低鹹となり，5～10月のウナギ養殖の盛期には Cl 2～2.5‰を示した。栄養塩類は8月以降に各要素とも含有量が多くなり，また変動も大きくなったが，前年度ほど顕著ではない。珪酸塩は春から初夏にかけて含有量が多いが，夏以降，著しく減少した。

c). 1957年度の季節的消長

冬期池換え（2月中旬）までの植物プランクトン群集は前年度の優占種群である藍藻類の *Chroococcus dispersus*, 珪藻類の *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis*, *Selenastrum gracile*, *Euglena* sp. 緑藻類の *Chaetoceros Muelleri* で代表される。池換え後にも，その群集に大きな変化はなかった。5月下旬に各種類が消滅したが，この変化過程は1955年度の同時期の状態と類似し，消滅後は緑藻類の *Pyramidomonas inconstans*, 珪藻類の *Chaetoceros similis* が出現した。

水質は池換えまでは前年度後半と大差なく，栄養塩類の含有量は可成り多く，その変動も大きいが，池換え後は注入水の水質の影響が大きく，栄養塩類の含有量は鉄，珪酸塩を除いては少く，変動も殆んどない。塩分は Cl 4～5‰で高鹹であった。

2). O-2池 (Fig. 9, Table 11)

a). 1955年度の季節的消長

5月中旬までは藍藻類の *Chroococcus dispersus* が量的に卓越していたが，次第に衰退，6月中旬には全く消滅した。消滅後には珪藻類の *Chaetoceros similis* が大増殖し，また *Cyclotella glomerata* も混在したが6月中旬から7月中旬の植物プランクトン群集は著しく貧弱であった。

夏期には藍藻類の *Chroococcus dispersus*, *Merismopedia tenuissima*, *Chroococcus limneticus* 珪藻類の *Cyclotella glomerata* などが出現し，緑藻類では *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis*, *Chlamydomonas* sp., *Oocystis parva* なども混在したが量的には貧弱であった。

秋から冬の植物プランクトンは藍藻類の *Chroococcus dispersus* が9月下旬から11月初旬にわたり一時的に消滅したが，11月以降，再び大増殖をし，冬期の優占種となった。夏期出現した温水性種の *Merismopedia tenuissima* は9月中旬，*Chroococcus limneticus* は10月下旬

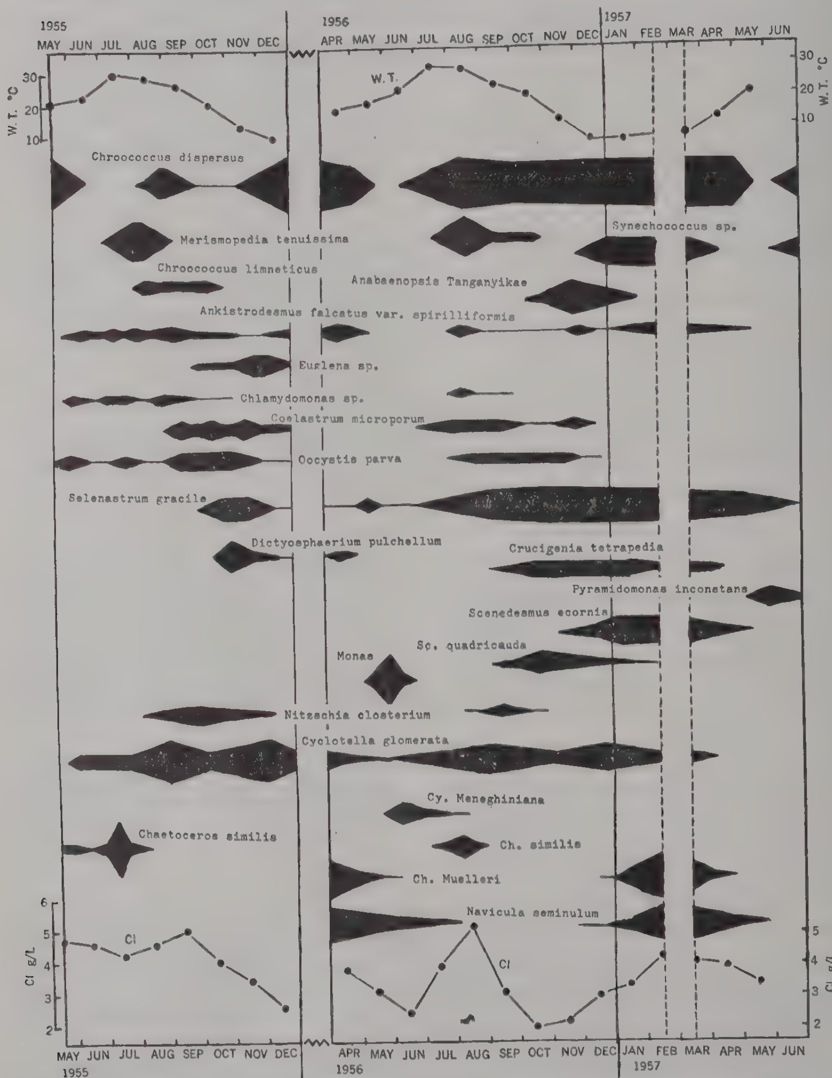


Fig. 9. The seasonal changes of phytoplankters in a brackish water eel-culture pond 0–2 from 1955 to 1957, Tsu City, Mié Prefecture.

に夫々消滅し，緑藻類の *Coelastrum microporum, Oocystis parva, Selenastrum gracile, Dictyosphaerium pulchellum* 及び珪藻類の *Cyclotella glomerata* などが秋に出現し，藻類相，量ともに豊富となった。しかし冬期には，これらの大部分は衰退し，藍藻類の *Chroococcus dispersus*, 珪藻類の *Cyclotella glomerata* などが量的に多く，藻類相は単調となった。

池水の塩分は5～9月は著しく高鹹で Cl 4～5‰ を示したが，9月以降次第に減少し，12月には Cl 2.4‰となった。また栄養塩類の含有量は夏期以来，著しい増加の傾向を示し，変動も大きく，K-2池の同年度の変化過程と類似した。

b). 1956年度の季節的消長

春から初夏（4～6月）にわたる植物プランクトンの衰退，消滅の過程は前年度O-2池およびK-2池の同時期の変化過程と類似し，優占種群である *Chroococcus dispersus, Cyclotella glomerata, Chaetoceros Muelleri* は漸次衰退，消滅し，それに伴い種名不詳の Monas が5月中旬以降に大増殖した。本種は永続性がなく，約1ヶ月で消滅した。夏から秋にわたる植物プランクトン群集は藍藻類の *Chroococcus dispersus, Merismopedia tenuissima* 緑藻類の *Selenastrum gracile* 珪藻類の *Cyclotella glomerata* で代表され，量的にも卓越したが，温水性種の *Merismopedia tenuissima* は10月以降，漸次衰退，消滅した。一方11月以降，藍藻類の *Anabaenopsis Tanganyikai* が出現し，12月以降には緑藻類の *Scenedesmus ecornis* 藍藻類の *Synechococcus* sp. が出現，夏以来，持続した *Chroococcus dispersus, Selenastrum gracile, Cyclotella glomerata* と共に冬期の植物プランクトン群集を構成した。

池水の塩分は8月に最大の Cl 5.5‰に達したが8月以降は低下し Cl 2～3‰を示した。栄養塩類は6月中旬以降，NH_4-N が著しく増加し，また他の栄養塩類の含有量も大きくなり，その変動も大きい。この傾向は前年度のK-2池と類似する。

c). 1957年度の季節的消長

冬期池換え（2月中旬～3月中旬）までは前年冬期の優占種群が持続し，更に珪藻類の *Chaetoceros Muelleri. Navicula seminulum* が加わった。池換え後の植物プランクトン群集も殆んど変化はないが，5月中旬に冬期から持続した優占種群は消滅し，その後，緑藻類の *Pyramidomonas inconstans* が一時的に出現した以外は6月中旬までの約1ヶ月間の植物プランクトン群集は極めて貧弱であった。

池水の塩分は Cl 3～4‰で幾分高鹹であり，栄養塩類は池換えまでの含有量，ならびに変動は小さい。この傾向はK-2池における池換え前後の変化過程と類似する。

3). M-2池 (Fig. 10, Table 12)

春から初夏（4～6月）の植物プランクトン群集は藍藻類の *Chroococcus dispersus* が量的に最も卓越し，これに緑藻類の *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis, Selenastrum gracile*, 珪藻類の *Navicula seminulum* が混在した（伊藤・岩井 1958）。夏期には春以来持続した藍藻類の *Chroococcus dispersus* 緑藻類の *Selenastrum gracile* に更に藍藻類の *Microcystis aeruginosa, Merismopedia tenuissima, M. punctata, Coelosphaerium Kuetzingianum, Chroococcus minutus, C. limneticus* が加わり著しい「水の華」を形成した。9月中旬から10月初旬にわたり，これらの優占種の一部は急激に消滅したが，これは伊藤・岩井（1960）で明らかのように，イカリ虫駆除のために海水を注入し，池の塩分が Cl 2‰前後から急激に高くなり，最大 Cl 5.28‰ に達した為，低鹹時に出現，量的に卓越していた藍藻類の大部分は消滅して

「水変り」を起したことに原因する。その後，秋から冬には緑藻類の *Euglena* sp. と珪藻類の *Cyclotella glomerata* が出現したが，全体的には藻類相は貧弱であった。12月以降の冬期には *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis*, *Chaetoceros Muelleri* が出現した。1957年1月中旬以降（池換え後）は藍藻類の *Synechococcus* sp. 緑藻類の *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis* 珪藻類の *Chaetoceros Muelleri* が量的に卓越したが，3月下旬には *Synechococcus* sp. が消滅し *Chroococcus dispersus* と交替した。

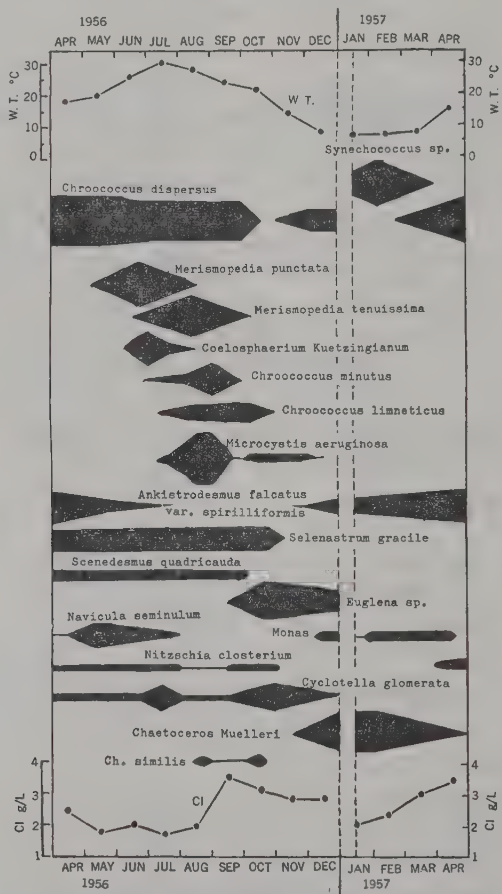


Fig. 10. The seasonal changes of phytoplankters in a brackish water eel-culture pond M-2 from 1956 to 1957, Tsu City, Mié Prefecture.

池水の塩分は8月までは Cl 2～2.5‰ であったが，9月以降は Cl 3～4‰ を示し高鹹となった。栄養塩類の変化は優占種群の藍藻類が消滅した9月中旬の「水変り」後に増加の傾向を示し，この過程は K-2，O-2 池の栄養塩類の変化と類似する。しかし M-2 池では

Table 12. The seasonal changes of physico-chemical factors in eel-culture pond M-2 from 1956 to 1957. The figures indicate the maximum and minimum values in each month.

1956		Apr.	May.	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.
W. T.	°C	16.6 —19.0	15 —24	23.2 —27.5	27.2 —33	25 —32.3	20.1 —28.1	17 —25.5	10.6 —15.5	5.3 — 9.3
Trans.	cm	16 —21	22 —30	18 —24	17 —46	16 —32	18 —47	25 —36	25 —33	26 —38
pH		9.4 — 9.7	8.6 — 9.4	8.5 — 9.4	7.6 — 9.5	8.6 — 9.6	7.3 — 9.0	8.2 — 9.4	8.5 — 9.6	9.2 — 9.5
O_2	cc/l	8.3 —11.5	5.1 — 7.5	4.9 —12.8	1.7 —14.6	4.8 — 9.3	2.4 — 6.8	4.0 —10.6	7.3 — 9.6	9.4 —10.3
Cl	‰	2.5 — 2.8	1.5 — 2.0	1.7 — 2.4	1.1 — 2.4	1.4 — 2.5	1.7 — 5.3	2.9 — 3.3	2.8 — 3.1	2.5 — 3.3
Alkalinity	m.e./l	1.5 — 1.6	1.1 — 1.5	0.9 — 2.2	1.1 — 2.5	1.9 — 2.0	1.4 — 1.8	1.5 — 2.1	2.1 — 2.4	1.1 — 2.5
SiO_2	mg/l	9.7 —16.1	6.1 —11.6	8.6 —16.4	Tr. — 6.1	4.6 —13.3	0.6 — 9.5	1.0 — 5.6	1.1 — 3.6	0.9 — 6.1
NH_4-N	mg/l	0.13— 0.13	0.15— 0.56	0.19— 0.30	0.2 — 1.15	0.19— 0.64	0.28— 5.56	0.78— 3.08	0.95— 2.67	0.42— 0.95
NO_3-N	mg/l	0.03	0.01— 0.09	Tr. — 0.02	Tr. — 0.01	0.01	0.01— 0.71	0.04— 0.25	0.31— 0.50	0.43— 0.91
NO_2-N	mg/l	Tr.	Tr.	Tr.	Tr. — 0.01	Tr.	0.02— 0.08	0.04— 0.18	0.24— 0.40	0.11— 0.56
PO_4-P	mg/l	0.21— 0.03	0.14— 0.22	0.08— 0.28	0.05— 0.64	0.02— 0.18	0.08— 0.2	0.02— 0.10	0.01— 0.07	0.01— 0.03

1957		Jan.	Feb.	Mar.	Apr.
W. T.	°C	3.9 — 8.6	2.5 — 8.0	3.8 — 9.3	8.8 —19.2
Trans.	cm	20 —30	22 —25	24 —40	24 —29
pH		7.9 — 8.7	8.5 — 9.0	8.6 — 9.1	9.1
O_2	cc/l	8.6 —11.2	8 — 9.2	7.9 — 9.4	6.0 — 7.5
Cl	‰	1.9 — 2.2	1.9 — 2.7	2.3 — 3.7	3.7 — 3.9
Alkalinity	m.e./l	2.6 — 2.8	2.4 — 2.6	2.3 — 2.5	2.4 — 2.4
SiO_2	mg/l	11.3 —20	2.7 —15.2	4.5 — 8.8	4.6 — 8.0
NH_4-N	mg/l	0.3 — 1.0	0.2 — 0.49	0.29— 0.46	0.35— 0.57
NO_3-N	mg/l	0.01— 0.04	0.02— 0.03	0.01— 0.03	0.01— 0.02
NO_2-N	mg/l	0.01— 0.04	0.01— 0.02	Tr. — 0.01	0.02— 0.02
PO_4-P	mg/l	0.02— 0.07	0.05— 0.09	0.02— 0.08	0.01— 0.02
Fe	mg/l	1.93— 3.16	1.15— 2.73	1.05— 2.0	0.90— 0.91

K-2，O-2池に見られたような5～6月の「水変り」による植物プランクトンの急激な消滅はなく，またこの時期の栄養塩類の増加はM-2池では見られない。

4)．S-2池 (Fig. 11, Table 13)

a)．1958年度の季節的消長

春から初夏（3～5月中旬）にかけて藍藻類の *Phormidium tenue* が量的に卓越し，*Synechococcus* sp. *Chroococcus dispersus* が混在したが藻類相は単調であった。5月中旬以降 *Phormidium* は池底に沈降し，池水は殆んど透明となり，やがて消滅した。この変化速度は急激であった。*Phormidium* の消滅後は珪藻類の *Nitzschia closterium* が大増殖したが永続せず6月中旬に消滅，その後，緑藻類の *Pyramidomonas inconstans* が一時的に大増殖した。また藍藻類の *Chroococcus dispersus*, 緑藻類の *Selenastrum gracile* なども混在したが量的には貧弱で，全体的には，*Phormidium* の消滅した5月中旬から7月初旬の植物プランクトンの現存量は貧弱であった。7月以降，夏期には藍藻類の *Microcystis aeruginosa, Chroococcus dispersus, Merismopedia tenuissima,* 緑藻類の *Selenastrum gracile* などが出現し「水の華」を形成した。秋から冬にかけては夏期に量的に卓越した *Microcystis, Merismopedia, Chroococcus limneticus, Selenastrum* などが衰退し，代って緑藻類の *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis, Oocystis parva, Chlamydomonas* sp. が出現し更に12月以降には珪藻類の *Chaetoceros Muelleri* が大増殖し，冬期の代表的植物プランクトン群集となった。池水の塩分は Cl 2.5～3.5‰であった。

b)．1959年度の季節的消長

春から初夏にわたり *Synechococcus* sp., *Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis, Chlamydomonas* sp., *Chaetoceros Muelleri* の冷水期に出現した種類は漸次衰退した。5月以降，藍藻類の *Microcystis aeruginosa* が大増殖し，更に7月以降には *Phormidium tenue, Chroococcus dispersus,* 緑藻類の *Selenastrum gracile,* 珪藻類の *Cyclotella Meneghiniana* が出現，また9月以降には *Merismopedia tenuissima, M. punctata,* 珪藻類の *Navicula seminulum* なども著しく増殖し，夏から秋にわたる植物プランクトン群集は上述の藍藻類を主体として質，量ともに著しく豊富となった。冬期には夏以来持続，卓越した藍藻類の *Chroococcus dispersus, Synechococcus* sp. *Phormidium tenue,* 緑藻類の *Selenastrum gracile* と11月以降，水温の低下に伴い増殖した珪藻類の *Chactoceros Muelleri* が量的に卓越した。

池水の塩分は4～8月には Cl 2～2.5‰ で低鹹であったが9月以降，幾分高鹹となり，Cl 3～3.5‰を示した。

4. 総括ならびに考察

1)．植物プランクトン群集の季節的変化

養鰻池の植物プランクトン群集が季節によって可成りの変動のあることは上述の研究結果に明らかである。群集の変化の系列は，その生態環境の違いによって一様ではないが，いま優占種群を指標として季節的変化を総括すると次の6つに類型化できる。

A 型

Chroococcus dispersus (又は *Synechococcus* sp.) → *Microcystis aeruginosa* → *Merismopedia tenuissima* → *Chaetoceros Muelleri*

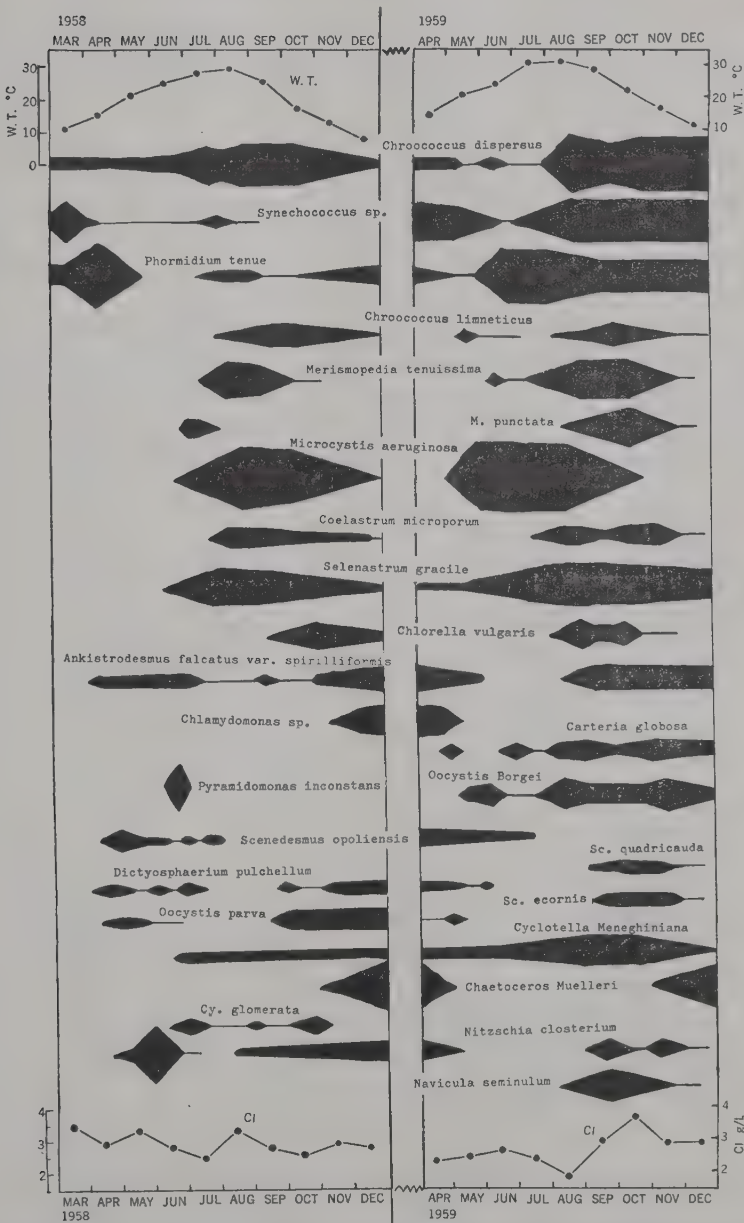


Fig. 11. The seasonal changes of phytoplankters in a brackish water eel-culture pond S-2 from 1958 to 1959, Kusu-Chô, Mié Prefecture.

Table 13. The seasonal changes of physico-chemical factors in eel-culture pond S-2 from 1958 to 1959. The figures indicate the maximum and minimum values in each month.

1958	Mar.	Apr.	May.	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.
W. T. °C	8.0—13.0	10.1—20	16—26	21—28	25—29.9	25—31.5	20—29.5	14.5—22	8.1—15.5	5.3—9.8
Trans. cm	25—60	25—66	35—60	20—90	20—40	20—32	21—45	18—30	21—31	24—31
pH	7.4—9.8	7.4—9.8	7.2—9.3	6.8—8.4	7.1—9.0	7.3—9.1	7.0—7.9	7.2—8.6	7.0—8.2	7.6—9.2
O_2 cc/l	5.6—8.9	2.5—8.9	3.7—6.9	1.7—4.2	1.0—4.3	1.7—5.5	1.9—3.7	2.3—4.2	2.3—4.1	7.9—8.9
Cl ‰	3.1—3.7	2.5—3.3	2.8—3.9	2.1—3.2	2.3—2.6	2.4—3.8	2.6—3.3	2.3—2.7	2.6—3.1	3.3—3.8
Alkalinity m.e./l	1.0—1.2	1.0—1.3	0.5—1.1	0.6—1.0	0.7—1.9	1.3—1.7	1.4—1.6	1.3—1.4	1.3—1.5	1.3—1.4

1959	May.	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.
W. T. °C	16.5—26	19.7—28.8	26.3—33.5	27—34.1	23—33.5	18.5—24	10—21.5	10—12.5
Trans. cm	15—75	11—51	14—33	15—25	17—27	19—28	22—35	27—36
pH	7.0—9.8	7.4—9.8	7.2—9.8	7.6—9.8	7.4—9.4	7.2—9.4	7.5—9.4	8.9—9.2
O_2 cc/l	1.3—12.3	2.8—11.8	1.9—13.9	3—12.1	2.2—10.0	3.1—11.1	4.3—10.2	8—10.5
Cl ‰	2.1—2.9	2.3—3.0	2.0—2.9	1.6—2.2	2.2—3.7	3.3—4.2	2.7—3.1	2.7—3.1
Alkalinity m.e./l	0.9—1.4	0.9—1.2	1.2—1.4	1.2—1.4	1.1—1.7	1.1—1.4	1.3—1.4	1.0—1.3

この型に属するのは1959年のS-2池で，Cl 2～3‰の低鹹養鰻池に見られ，しかも塩分の年変動の小さい安定した池に見られる。

Microcystis → *Merismopedia* 群集は5月から10月にわたる温水期に見られ，この時期には更に藍藻類の *Synechococcus* sp., *Chroococcus dispersus*, *Phormidium tenue* 緑藻類の *Selenastrum gracile* なども加わり，複雑な群集構造となる。ウナギ養殖の盛期である夏に著しい「水の華」を作り，且つ長期にわたり安定性があるので養鰻池では重要な群集である。春の *Chroococcus* 群集には緑藻類の *Ankistrodesmus falcatus* 珪藻類の *Chaetoceros Muelleri* が混在，冬期の *Chaetoceros* 群集には藍藻類の *Chroococcus dispersus* 又は *Synechococcus* sp. が混在する場合がある。

B 型

Phormidium tenue → *Nitzschia closterium* → *Microcystis aeruginosa* → *Chaetoceros Muelleri*

この型には1958年のS-2池が属し，Cl 2～3‰の低鹹池に見られる。春から初夏にかけ藍藻類の *Phormidium tenue* が大増殖をし，5月中旬急激に消滅し，その後珪藻類の *Nitzschia closterium* が一時的に大増殖をする。この間は軽度の「水変り」で養殖魚の餌付不良が続く。輪虫類の異常増殖を伴わない「水変り」で特異な型である。8月の *Microcystis* 群集の出現後はA型と殆んど変りはない。

C 型

Chroococcus dispersus → *Microcystis aeruginosa* → *Euglena* sp. → *Chaetoceros Muelleri*

この型に属するのは1956年のM-2池で，夏期は低鹹（Cl 2～3‰）で，秋の初めに海水注入により，塩分が最大Cl 5.3‰に高くなったため，その後の植物プランクトン群集が顕著に変化した場合である。したがって夏期までの群集の変化系列はA型に類似し，春期の *Chroococcus* 群集には緑藻類の *Ankistrodesmus falcatus*, *Selenastrum gracile* が混在し，夏期の *Microcystis* 群集には *Merismopedia*, *Chroococcus*, *Coelosphaerium* 等も混在し，群集構造は複雑である。しかし池水が高鹹になった後は *Euglena* sp. が出現し，珪藻の *Cyclotella glomerata* も混在するが，その組成は極めて単調である。

D 型

Chroococcus dispersus → Monas → *Chaetoceros similis* → *Merismopedia tenuissima* → *Chroococcus dispersus*

この型に属するのは1955年O-2池，1956年のK-2池，ならびにO-2池で，低鹹池（Cl 2～4‰）に見られるが，5月下旬に輪虫類の異常増殖を伴った「水変り」を起した場合である。「水変り」後に緑藻類の *Pyramidomonas inconstans*, 種名不詳の Monas, *Micractinium pusillum* 又は珪藻類の *Chaetoceros similis* が一時的に出現するのが特徴である。夏から秋には *Merismopedia* 群集が出現するが，*Chroococcus dispersus*, *Gomphosphaeria*, *Cyclotella glomerata* なども混在し，*Microcystis* が出現しない点はA，B，C型と著しく異なる。冬期の *Chroococcus* 群集には *Synechococcus*, 珪藻類の *Navicula seminulum* などが混在する。

E 型

Chroococcus dispersus → *Chaetoceros similis* → *Micractinium pusillum* → *Euglena* sp. → *Scenedesmus tetradesmiformis*

この型に属するのは1955年のK-2池で高鹹養鰻池（Cl 5～7‰）に見られる。植物プランクトン群集は単調で，安定性を欠き，温水期は「水変り」によつて養殖魚に可成りの被害

を生ずる場合が多い。夏期には藍藻類は全く出現せず *Euglena* sp. 群集が卓越し，これに *Oocystis parva* が混在するが極めて単調である。冬期には *Scenedesmus tetradesmiformis* 群集が卓越し，それに *Ankistrodesmus falcatus, Oocystis, Navicula seminulum* などが混在し，藍藻類は出現しない。

F　型

Chroococcus dispersus → *Synechococcus* sp. → *Merismopedia tenuissima* → *Chroococcus dispersus* → *Chaetoceros Muelleri*

この型は高鹹養鰻池（Cl 5～7 ‰）において塩分の急激な変動，ならびに「水変り」がない場合に見られる。

春期卓越する *Chroococcus dispersus* 群集には緑藻類の *Selenastrum gracile* の混在する場合が多く，この群集は夏期に *Merismopedia* 群集と交替するが消滅しない。秋に *Merismopedia* 群集の衰退，消滅後に再び *Chroococcus dispersus* が出現し，12月以降には珪藻類の *Chaetoceros Muelleri* が大増殖する場合が多い。これらのプランクトン植物は，いずれも小型で micron algae に属し，年間を通じて群集の構造は単調であり，低鹹養鰻池と著しく異なる。

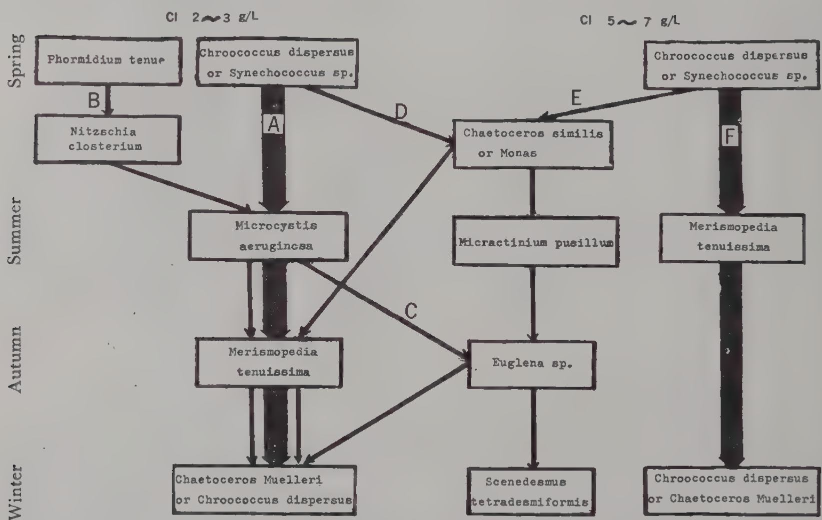


Fig. 12. The types of the seasonal changes of the phytoplankters in brackish water eel-culture ponds, Mié Prefecture.

上述のA～Fの6型は Fig. 12 のように纏めることが出来る。低鹹養鰻池のA型，高鹹養鰻池のF型は「水変り」或は池水の塩分の急激な変動がなく，植物プランクトン群集は長期にわたって定定し，季節的消長の基本的な型と考えられる。B，C，D，E型は「水変り」或は塩分の急激な変動によって植物プランクトン群集に急激な衰退，或は消滅が起り，群集構造に顕著な変化が表れる場合でB，C，D型はA型の変型，E型はF型の変形と考えられる。

2). 養鰻池における植物プランクトンの季節的消長と環境要因との関係について

a). 水　　　温

植物プランクトンの季節的消長を支配する要因として水温は最も重要なものの一つであり，植物プランクトン自身の生理活動を促進，または抑制するのみならず，水中の無機塩類，溶存ガス等も水温に著しい影響を受け，このことが植物プランクトンに二次的な影響を及ぼす (SMITH 1950)。WEST et al. (1912) によれば，大部分の緑藻類は水温の低くなる秋に多い。特に Protococcales の *Scenedesmus, Pediastrum, Crucigenia* は低地の沼池に出現し，浅い水域以外にはあまり出現しない。珪藻類は海の珪藻ほどはっきりしないが，春と秋に大増殖をし，水温が重要な要因となる。藍藻類は夏期には *Coelosphaerium Kuetzingianum* が出現，*Gomphosphaeria lacustris* は秋に出現すること等を明らかにした。また LUND (1954) は珪藻類の *Melosira italica* の増殖には春と秋の年2回の周期があり，この理由として湖水の停滞期に底層に蓄積された諸栄養塩類が循環期になって表層に運ばれ，それによって珪藻の大増殖が誘発されることを明らかにし，更に *Asterionella formosa* の増殖に影響を及ぼす重要な要因として水温をあげている (LUND 1950 b)。また倉沢 (1958) は防火用水における植物プランクトンの季節的遷移を研究し，春と秋の増殖と，冬と夏の減少が非常に明瞭であることを報告している。TRANSEAU (1916) は Zygnemales ならびに Oedogoniales の消長と水温との関係の詳細な研究結果から，これらの藻類を Winter annuals, Spring annuals, Autumnal annuals, Perennials, Ephemerals の6つのグループに分けている。

養魚池においては川村 (1921) は藍藻類の盛衰は水温の高低と一致し，20°C 以上で最盛，17°C 以下で減退し，珪藻類は種類によって異なり，緑藻類は量的には少ないが，水温の下降と共に減退し，冬期には全く消滅することを明らかにしている。HODGETTS (1921 b) は浅い池沼における植物プランクトンは夏から秋にかけての高水温期には緑藻類の Protococcales が出現することをあげ，WEST et al. (1912) は藍藻類の大部分は夏型のものであり，植物プランクトンが量的に卓越するのは夏の後期から秋であると結論し，倉茂 (1932) は濠における植物プランクトンは5月から11月にかけては藍藻類，緑藻類が豊富であり，冬期には珪藻類が量的に卓越することを明らかにしている。

養鰻池に出現する植物プランクトンの季節的消長は，基本的には水温の高低に支配されることはいうまでもない。最も顕著な変化は5〜6月と11〜12月の2期にみられ，これらは冷水性種と，温水性種が入れ替る時期に相当するものと思われる。

冷水性種，即ち冬期の代表的なプランクトン植物は珪藻類の *Chaetoceros Muelleri* である。本種は10月下旬，水温が20°C以下で出現し，特に12〜3月の冬期に量的に卓越する。4月以降，水温の上昇と共に次第に消滅する。またこの時期に *Navicula seminulum, Scenedesmus tetradesmiformis, Ankistrodesmus falcatus* var. *spirilliformis* などが出現する場合もある。更に藍藻類の *Chroococcus dispersus, Synechococcus* sp. なども出現するが，一般に冬期の植物プランクトン群集は単調である。

温水性種，即ち夏期の代表的なプランクトン植物は藍藻類の *Merismopedia tenuissima, M. punctata, Coelosphaerium Kuetzingianum, Microcystis aeruginosa, Chroococcus minutus* などが挙げられ，他に *Chroococcus dispersus, Synechococcus* sp. 緑藻類の *Selenastrum gracile* また量的には貧弱であるが緑藻類の Scenedesmaceae, Oöcystaceae, *Dictyosphaerium*,

Coelastrum なども挙げられる。一般に夏期の植物プランクトン相は豊富であり，植物プランクトン群集は複雑である。

次に季節的に顕著な消長が見られない持続性種としては，藍藻類の *Chroococcus dispersus, Synechococcus* sp., *Phormidium tenue* 緑藻類の *Selenastrum gracile* 珪藻類の *Cyclotella Meneghiniana, C. glomerata* 等があり，これらは養鰻池では周年卓越する重要な種類である。また量的には多くないが，緑藻類の *Scenedesmus quadricauda, Oocystis parva* 珪藻類の *Nitzschia closterium* などもこれに属する。

養鰻池において特定の時期に一時的に出現する短命種の代表的な種類としては珪藻類の *Chaetoceros similis,* 緑藻類の *Pyramidomonas inconstans, Micractinium pusillum,* 種名不詳の Monas などがある。これらは５～６月に出現する場合が多い。

５～６月におけるプランクトン植物の変化過程は急速に進行し，養殖魚に可成りの被害を与える場合が多い。これに対して10月以降に起る冬型への変化過程は緩慢であって温水性種は徐々に衰退し，その間に冷水性種が増殖を始め，植物プランクトン相に間隔の生ずることはない。

このような養鰻池における植物プランクトンの季節的消長の傾向は，従来の多くの研究結果と略々一致するといえよう。

b). 栄 養 塩 類

植物プランクトンの栄養源として水中に溶存する無機塩類は不可欠の要素である。PEARSALL (1923, 1932) は湖水の溶存化学物質の季節的消長と植物プランクトンの消長の関係について詳細な研究を行い，次のような結論を導いた。珪藻は硝酸塩，燐酸塩，珪酸塩の最も多い冬から春に卓越する。*Asterionella* の増殖には *Tabellaria* よりも硝酸塩，燐酸塩，珪酸塩の高い濃度を必要とする。また *Melosira granulata* は藍藻のように有機物質を必要とする。緑藻類と鼓藻類は硝酸塩，燐酸塩の少い夏に増殖し，特に鼓藻類は Ca と N/P 比が低い時期に出現する。藍藻類は有機物の濃度の高い時期で且つ硝酸塩と燐酸塩が低い濃度の時に著しく増殖する。*Oscillatoria tenuis* の増殖には *Coelosphaerium Kuetzingianum* より高い濃度の Ca を必要とする。珪藻類の最大増殖量は珪酸塩が 0.25 mg/L 以下では望めない。更に別の報告（PEARSALL 1922）では，珪藻類は硝酸塩と珪酸塩の比較的豊富な淡水に豊富で，Na＋K/Ca＋Mg ＜1.5 という条件の水質が好ましく，その上種々の藍藻類，Protococcales や Peridineae が混在して複雑となる。一方 Na＋K/Ca＋Mg の比が高く，硝酸塩と珪酸塩が貧弱であるような水域では，主として緑藻，特に鼓藻類が卓越することを明らかにしている。

HODGETTS (1922) は藍藻類の *Cylindrospherium major, Anabaena oscillarioides* の２種について栄養摂取は mixotrophic mode であり，不適当な水質条件になった時には急速に消滅に至ることを明らかにしている。また最近には野外における植物プランクトンの消長を実験的に解明しようとする試みから植物プランクトンの純粋培養が行われ，増殖を支配する要因の解析がなされている。即ち珪藻類の増殖と珪酸塩の関係については JφRGENSEN (1957) の研究，各種植物プランクトンの増殖と栄養塩類の関係については CHU (1942, 1943), RODHE (1948) があり，その他 LUND (1949, 1950 a, 1950 b) の珪藻類の増殖と各種栄養塩類の関係，BRAARUD (1951) の海産植物プランクトンの増殖と塩分濃度の関係，RYTHER

(1954) の海産緑藻ならびに珪藻類の増殖と環境要因との関係等の研究が挙げられる。これらの研究成果によって各種植物プランクトンの増殖に必要な栄養塩類に関する多くの知見が得られるようになった。

養鰻池における植物プランクトンの消長が PEARSALL (1923, 1932) や HODGETTS (1921 a, 1921 b, 1922) によって強調されたように栄養塩類が制限要因として最も重要であるか否かは，現在のウナギ養殖が植物プランクトンに依存される現状では極めて重要な問題である。前項で述べたように栄養塩類の季節的変化は5月中旬乃至6月に起る「水変り」を境として著しく増加する傾向を示し，特に NH_4-N の変化が顕著である。これらの栄養塩濃度は湖沼における栄養塩類の含有量に比べて著しく多量であり，且つ一時的でなく長期にわたっている。このことは稲葉 (1958)，佐野 (1959) も指摘しているように，養鰻池では多量の給餌によって有機物が添加され，更にウナギの排泄物や，底泥中の有機物が無機塩類に分解されて植物プランクトンの栄養源として使用されるものと考えられる。また MACIOLEK (1954) は動物プランクトンは環境水中の燐酸塩の平均2万倍を体内に濃縮し得ることを明らかにしている。これらの動物プランクトンが死滅分解した時には再び水中に溶出すると考えられるが，このことは伊藤・岩井 (1956) の実験的研究によって既に明らかにされ，また実際の養鰻池において栄養塩類が「水変り」後に，輪虫類が死滅してから顕著に増加するという調査結果 (伊藤・岩井 1958 a, 1958 b) と一致している。前述のように養鰻池の栄養塩含有量が，湖沼に比べて著しく多量であるのは，このような多くの要因によって断えず補給されることに起因すると考えられる。

養鰻池の植物プランクトンは持続性種が卓越することは，諸種の環境要因に対する耐忍の巾が広いことを意味するものであり，特に藍藻類は夏から秋にかけて著しく増殖するが，このことは養鰻池は可成り栄養度の高いことに起因している。植物プランクトンは種類によって要求する栄養塩濃度，組成が異なることは上述の諸研究者によって明らかにされているが，養鰻池に出現する主要植物プランクトンは，その池水条件の多様性にもかかわらず優占種群は共通している。このことは季節的消長を支配する要因としては栄養塩類以上に他の要因が重要であると思われる。

c). 塩　　　分

別項で明らかのように塩分は植物プランクトンの分布，増殖を支配する重要な要因の一つである。KOLBE (1927), PATRICK (1948) は塩分は珪藻の分布を決定する第一の重要な要因であると述べており，MOORE et al (1923) は緑藻類は塩分濃度の増加に対して耐忍の巾が狭いことを明らかにした。養鰻池の植物プランクトンの季節的消長と塩分の関係については1955年のK-2池ならびにO-2池のように，著しく高鹹 (Cl 4～7‰) である場合には藻類相は単調であり，量的変動も大きく，且つ永続性に乏しい。しかし池水の塩分が前年より低鹹 (Cl 2～3‰) になると，1956年のK-2池ならびにO-2池のように植物プランクトン相は著しく豊富となり，特に夏期以降には藍藻の種類，量ともに卓越し，植物プランクトン群集は複雑化した。このことはS-2池の1958，1959両年度の植物プランクトン相で更に明瞭に認めることが出来る。また1956年度M-2池のように急激に高鹹化した場合には低鹹時に卓越した大部分の藍藻類は消滅し，塩分に対する耐忍性の強い種類のみの単調な組成となる。

一方植物プランクトンの年次変動と塩分の関係をみると，塩分の年次変動の殆んど認められないS-2池では植物プランクトン相に顕著な相異はなく，出現の時期，量に多少の変動はあっても季節的消長の傾向はほぼ類似している。これに対してK-2池ならびにO-2池のように，池水の塩分に著しい年変動のある場合には植物プランクトン相も可成り変化し，高塩分濃度では藻類相は単調で変動も大きく，安定性がないが，低鹹化した場合には藻類相は豊富となり安定する。しかしながらK-2，O-2池の1956年度とS-2池の1958，1959両年度の植物プランクトン相を比較すると，池水の塩分濃度はCl 2～3‰で殆んど差はないにもかかわらず，S-2池の植物プランクトン相はK-2池ならびにO-2池に比べ著しく豊富で，且つ複雑である。これはK-2池，O-2池は低鹹化後の日の浅いことに原因すると考える。このように池水の塩分濃度の大小，年変動の有無は植物プランクトン群集の組成に著しい影響を及ぼし，従って塩分濃度は植物プランクトン相，ならびにその季節的消長に対しても重要な要因の一つと考えられる。

IV　植物プランクトンの増殖に関する実験的研究

1)．増殖ならびに形態に対する塩分濃度の影響

1. 緒　　言

植物プランクトンの増殖に対する塩分の影響については BRAARUD (1951) は海産植物プランクトンの地理的分布や季節的消長を決定する要因として塩分の重要性を強調し，それを明らかにするためには実験的研究が必要であるとの立場から，海産鞭毛藻類の *Syracosphaera Carterae*, *Cryptomonas* sp., *Amphidinium* sp., *Exuviaella baltica* を用いて培養実験を行い，色々な塩分濃度での増殖を比較した。また ALLEN (1956) は *Platymonas* について，GEORGE (1957) は *Stichococcus*, *Chlorella* について同様な実験を行っている。

三重県養鰻池は海岸近くにあるため，可成りの塩分を含み，池水の塩分は植物プランクトン相を決定する重要な要因の一つであることを別項で明らかにしたが，養鰻池の植物プランクトンの塩分変化に対する耐忍性，ならびに増殖に対する塩分の影響を実験的に明らかにすることは，生理・生態学的見地から興味深い問題であるのみでなく，実際の池水管理の上からも極めて重要な問題である。

筆者は養鰻池の主要植物プランクトンである藍藻類の *Microcystis aeruginosa*，緑藻類の *Selenastrum gracile*, *Scenedesmus tetradesmiformis*, *Chlorella vulgaris*, *Chlamydomonas* sp. 珪藻類の *Cyclotella Meneghiniana*, *Chaetoceros Muelleri*, *Navicula seminulum* を池水から分離，純粋培養を行い，それらの増殖に対する塩分の影響，ならびに緑藻類の *Selenastrum gracile*, *Scenedesmus tetradesmiformis* の形態に及ぼす塩分の影響等を明らかにするために実験的研究を行った。

2. 材料及び方法

1)．藍藻類の培養

Microcystis aeruginosa は寒天培養による分離が不可能であったので，養鰻池に著しく増殖した藻種を採集し，実験室に静置し，浮上した大型のブロック状の藻種をミュラーガーゼで

掬い上げ，それを数回 subculture し，更に遠心分離によって *Microcystis* 以外の生物を沈澱させ，浮游した *Microcystis* を更に subculture することによって単種培養に成功した。培養液は Detmer 液 (ALLEN 1952, BOLD 1942) を改良して用いた。その組成は次の通りである。

NH_2CONH_2	0.022 g
K_2CO_3	0.530 g
$CaCl_2$	0.050 g
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0.125 g
K_2HPO_4	0.125 g
NaCl	0.050 g
Fe CITRATE	3 mg
SOIL EXTRACT	5 %
H_2O	1000 cc

培養液の pH は 7.5 に調整

GERLOFF et al. (1952) の用いた CHU No. 10 の培養液も用いたが結果は Detmer が永続性があった。

2). 緑藻類の培養

養鰻池から採集した緑藻は凡て寒天培養基（1.5%寒天で CHU No. 10 の栄養塩組成のものを含む）で分離し，液体培養に移して著しく増殖したものを原種として実験に供した。

培養液は CHU No. 10 を用いた。その組成は下記の通りである。

$Ca(NO_3)_2$	0.040 g
K_2HPO_4	0.010 g
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0.025 g
Na_2CO_3	0.020 g
Na_2SiO_3	0.025 g
$FeCl_3$	0.0008 g
SOIL EXTRACT	0.5 cc
H_2O（或は稀釈海水）	100 cc

実験に用いた原種の保存培養は塩分を含まない淡水培養液で行った。

3). 珪藻類の培養

実験に用いた珪藻類の中，*Cyclotella Meneghiniana*, *Navicula seminulum* は寒天培養基(1.5%寒天, Miquel の栄養塩組成のもの) によって藻種を分離し，前述の CHU No. 10 の栄養塩組成の液体培養で著しく増殖したものを原種として実験に用いた。*Chaetoceros Muelleri* は寒天による分離が不可能であったので養鰻池で著しく増殖しているものを採集し subculture を続けることによって単種培養に成功した。

実験に用いた原種の保存培養は，淡水培養液で増殖が著しく悪い種類 (*Chaetoceros*, *Navicula*) については Cl 3 ‰の稀釈海水で作った培養液を使用した。

4). 稀釈海水

稀釈海水は津市中河原海岸で採水した Cl 15.66 ‰ の海水を沪過，滅菌して用い，淡水，

Cl 0.1, 0.5, 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15‰の夫々の塩分濃度の稀釈海水を作って緑藻類・珪藻類は Chu No. 10の栄養塩を所定濃度になるよう加え実験を行った。一方藍藻類はAllenの人工海水から作った稀釈海水に Detmer の改良液の栄養塩を所定濃度になるよう加え実験を行った。

5)．光源，培養容器，定量法

培養のための光源には *Microcystis* は60W普通電球を用い，約60cm上方から連続照射した。緑藻・珪藻類は20W昼光色螢光灯2本を用い側面約5cmの距離から連続照射した。

培養容器は *Microcystis* は500cc入り三角フラスコを使用，全容量を300ccとし，緑藻・珪藻の培養には100cc容量の大形硬質試験管を使用した。

Microcystis の増殖量は沈澱量によった。藻種の固定には稲葉 (1936) の氷錯酸を抜いたブアン液を用い，ヘマトクリート (0.025cc容量，0.001cc目盛) を使用し，遠心分離 (3000回転/min., 15分) した沈澱量から1L当りの沈澱量を算出した。緑藻，珪藻類の増殖量は細胞数で表した。細胞計数には血球計算盤を使用し，各試料を3回乃至5回計数して，その平均細胞数から1cc当りの細胞数を算出した。

培養液の殺菌には紫外線殺菌灯 (2537Å) を使用した。

3. 研　究　結　果

1)．増殖に対する塩分の影響

a)． *Microcystis aeruginosa* KÜTZ. (Fig. 13)

期間，1959年10月30〜11月29日の30日間，水温は30±1.5°Cに保った。

実験結果は Fig. 13 に示した。Cl 0.1‰では最高6.00cc/Lに達したが Cl 0.3‰，0.6‰で

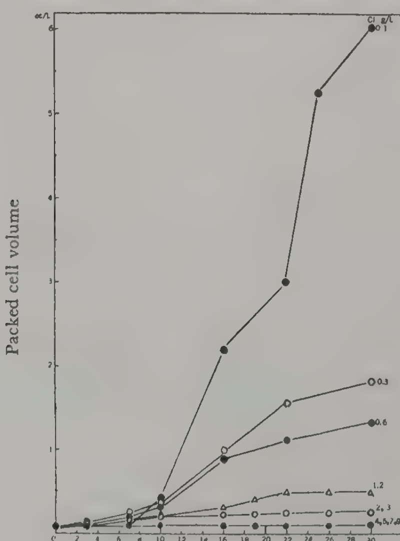


Fig. 13. The effect of salinity upon the growth of *Microcystis aeruginosa*.

は増殖は著しく低下し，夫々1.75cc/L，1.30cc/Lとなり，それ以上の塩分濃度では増殖量は更に低下した。Cl 4‰以上では増殖量は沈澱量で表すに足る量に達しなかったが，顕微鏡による観察結果ではCl 7‰までは僅かながら *Microcystis* の suspend するのが認められた。またCl 9‰以上では全く増殖せず，細胞は黄変し沈澱した。

b). ***Selenastrum gracile*** **REINSCH.** (FIG. 14)

期間，1959年4月16〜23日，水温19〜22°C。

実験結果は FIG. 14 に示した。2日後には培養液がやや緑色を呈し，増殖が肉眼的に認められ，3日以降著しく増殖し，中でも淡水，Cl 0.1‰の増殖が最も顕著で，その最大密度は淡水では680万細胞/ccに達し，培養液は著しい鮮緑を呈した。一方Cl 3‰以上の増殖は極めて悪く3日以降，増殖は殆んど停止し，また培養液の塩分濃度が高いほど，最大密度は低下した。6日以降 Cl 0.5‰以上では沈降の傾向が見られ，特に Cl 3‰以上で著しかった。これらの細胞は各細胞が互にからみ合い凝集し，ブロック状となったものが多数観察された。然し淡水，Cl 0.1‰での藻種にはこのような傾向は見られなかった。

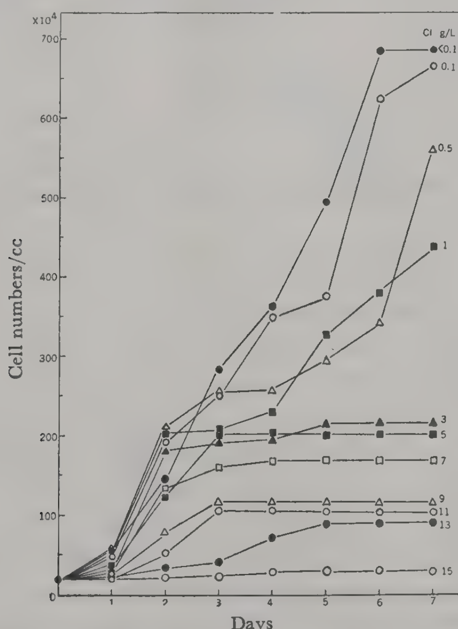


Fig. 14. Growth of *selenastrum gracile* culture at various salinity.

c). ***Scenedesmus tetradesmiformis*** **(WOLOSZ.) CHOD.** (FIG. 15)

期間，1959年6月11〜18日，水温24.5〜28.5°C。

実験結果は FIG. 15 に示した。実験開始2日後には淡水〜Cl 7‰の増殖量は肉眼で認められるようになり，3日以降急速に増殖し，特に Cl 3‰までの藻種の増殖は顕著で，その最大密度は Cl 0.1‰では140万細胞/ccに達した。またCl 5，7，9‰では実験初期には増殖の傾向が見られたが，4日以降殆んど停止した。Cl 11‰以上の高鹹では，増殖は極めて悪かっ

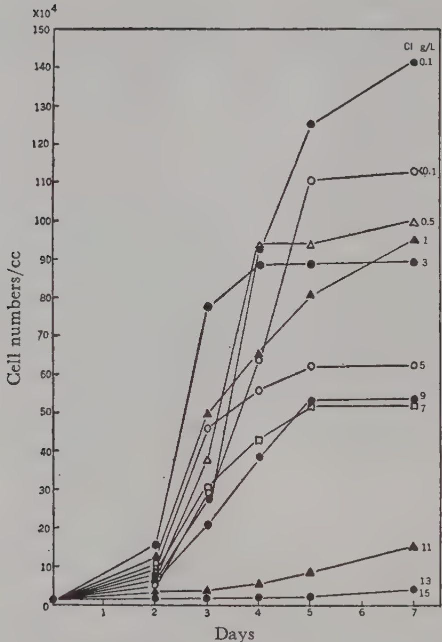


Fig. 15. Growth of *Scenedesmus tetradesmiformis* culture at various salinity.

た。細胞形態，群体形成に及ぼす塩分の影響については後述する。

d). *Chlorella vulgaris* BEYERINCK (FIG. 16)

期間，1959年5月23～30日，水温24.5～27°C

実験結果は FIG. 16 に示した。2日後から Cl 9‰以下では著しく増殖した。4日以降 Cl 7‰以上ではブロック状となって沈降する傾向が観察され，特に Cl 11‰以上で顕著であった。最大密度は Cl 0.1‰と1‰で970万細胞/ccの最高を示し，淡水では750万細胞/cc，Cl 3‰以上では塩分濃度が高いほど低下した。形態上，特に著しい変化は見られなかった。

e). 汽水産 *Chlamydomonas* sp. (FIG. 17)

Chlamydomonas sp. の保存培養は淡水での培養が不可能であったので，Cl 3‰の培養液を用いた。実験期間，1959年5月13～30日，水温25～28°C，実験結果は FIG 17 に示した。最もよく増殖したのは Cl 3‰で，その最大密度は68万細胞/cc に達し，Cl 3‰より低塩分，及び高塩分での増殖は低下し，特に淡水ならびに Cl 5‰以上では増殖は著しく悪く，形態的にも栄養細胞は不動性となって沈降し，或は接合子を作り，また palmella-stage のものなどが多くなり，器壁に附着する傾向も見られた。特に高塩分では実験初期から器壁に膜状に附着した。

f). 海　産 *Chlamydomonas* sp. (FIG. 18)

養鰻池には出現しないが比較のために純海産 *Chlamydomonas* sp. についても同様の実験

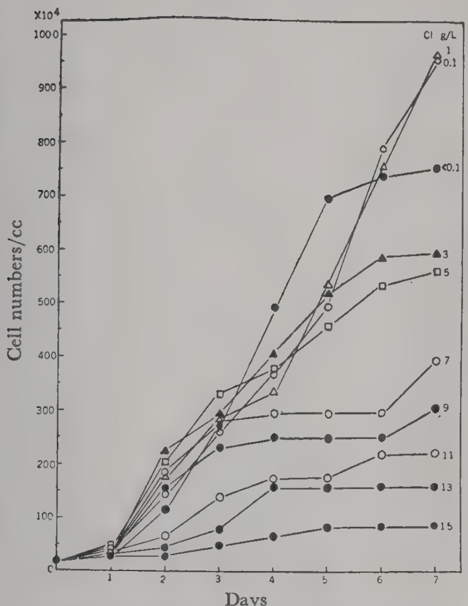


Fig. 16. Growth of *Chlorella vulgaris* culture at various salinity.

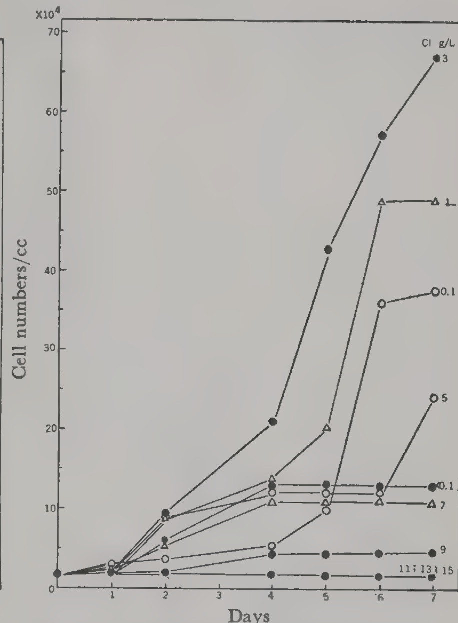


Fig. 17. Growth of brackish-water *Chlamydomonas* culture at various salinity.

を行った。藻種はアメリカ Duke University 保存の strains を使用した。保存培養は滅菌海水を用い，培養液は Miquel's modified solution (Rice 1953) を使用した。実験期間，1959年10月1～8日，水温 29～31°C，その結果は Fig. 18 に示した。Cl 5‰以上の高塩分での増殖は良好であったが，特に Cl 15‰ の増殖が顕著で最大密度は 241万細胞/cc に達した。また Cl 3‰では幾分増殖したが Cl 5‰以上のものに比較すると著しく貧弱であり，Cl 3‰以下の塩分濃度では全く増殖しなかった。

培養液の塩分濃度による細胞形態の著しい変異は見られなかった。この点，前述の養鰻池から分離した *Chlamydomonas* sp. とは対照的であった。

g). ***Cyclotella Meneghiniana*** **Kütz.** (Fig. 19)

本種は周年養鰻池に卓越する珪藻類の中で最も重要な種類である。実験期間，1959年11月24～12月1日，水温 25～29°C，実験結果は Fig. 19 に示した。Cl 3‰の増殖が最もよく，最大密度は7.3万細胞/ccに達した。Cl 5‰以上の高塩分では増殖は幾分低下するが Cl 11‰までは可成り増殖し，Cl 13，15‰では著しく悪かった。形態上の著しい特徴として，Cl 7‰以上の高塩分濃度では，培養後期に増大胞子を形成する傾向が観察された。

h). ***Chaetoceros Muelleri*** **Lemm.** (Fig. 20)

本種は冬から初春にかけて養鰻池に卓越し，冬期の植物プランクトンとして重要な種類の一つである。実験期間，1960年2月20～27日，水温20～23.5°C，実験結果は Fig. 20 に示した。Cl 3‰から Cl 15‰に亘る広範囲の塩分でよく増殖したが，最大密度の94万細胞/ccは

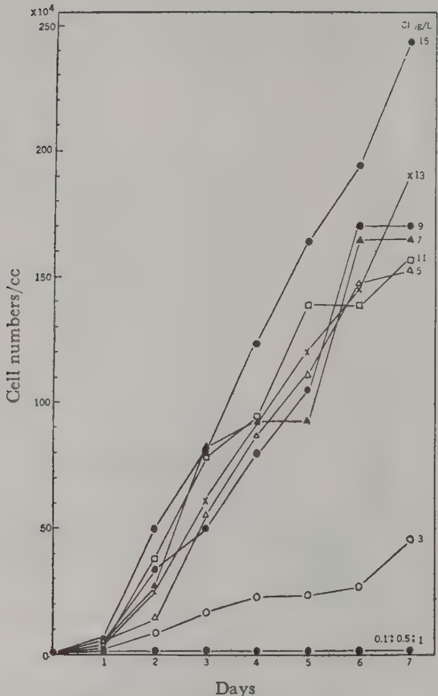


Fig. 18. Growth of marine *Chlamydomonas* culture at various salinity.

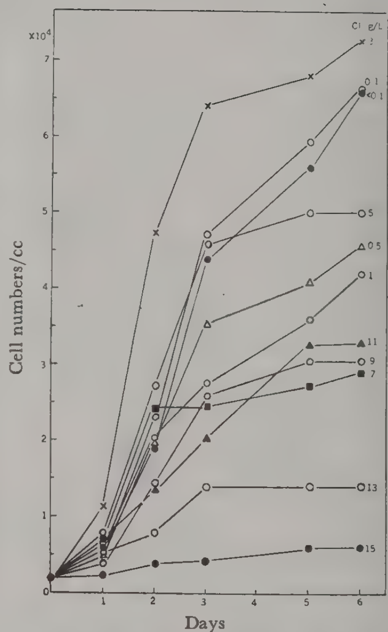


Fig. 19. Growth of *Cyclotella Meneghiniana* culture at various salinity.

Cl 5 ‰に見られた。増殖速度は Cl 7 ‰ が最大であり，次で Cl 9，13，11‰であった。また Cl 1 ‰ 以下の低い塩分では全く増殖しなかった。形態変異としては，培養後期に培養液の塩分濃度の高低にかかわらず細胞の高さ（貫殻軸長）が巾（頂軸長）に比べて著しく長くなる傾向が見られた。

i). *Navicula seminulum* GRUN. (FIG. 21)

本種は春から初夏にかけて養鰻池に卓越する種類である。実験期間，1959年 5 月23〜30日，水温は25〜28°C，実験結果は FIG. 21 に示した。図に明らかのように高塩分での増殖が著しくよく，最大密度は Cl 11‰で198万細胞/ccに達した。低塩分では増殖は著しく低下し，特に Cl 1 ‰以下では殆んど増殖しなかった。

2). 塩分変化に対する適応性

植物プランクトンの塩分に対する適応性を明らかにするために，養鰻池に卓越する緑藻類の *Selenastrum gracile, Scenedesmus tetradesmiformis* の 2 種類について実験を行った。実験方法は前述の増殖に対する塩分の影響についての実験に使用した藻種の中，Cl 1 ‰，5 ‰，11‰での培養種を実験終了後，更に10日間培養し，合計17日間，夫々の塩分濃度で培養したものを原種とし，各々淡水から Cl 15‰までの種々の塩分の培養液に種付けを行い，8 日間

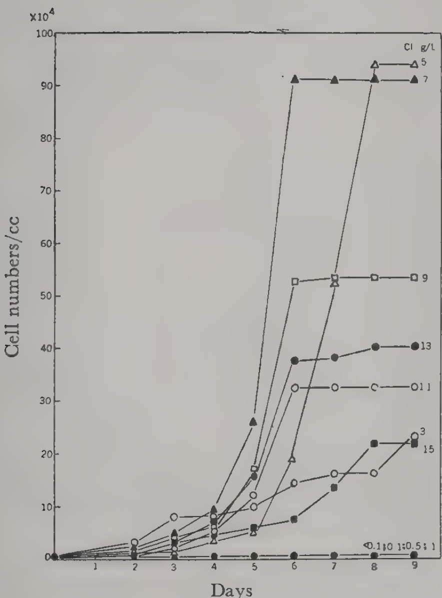


Fig. 20. Growth of *Chaetoceros Muelleri* culture at various salinity.

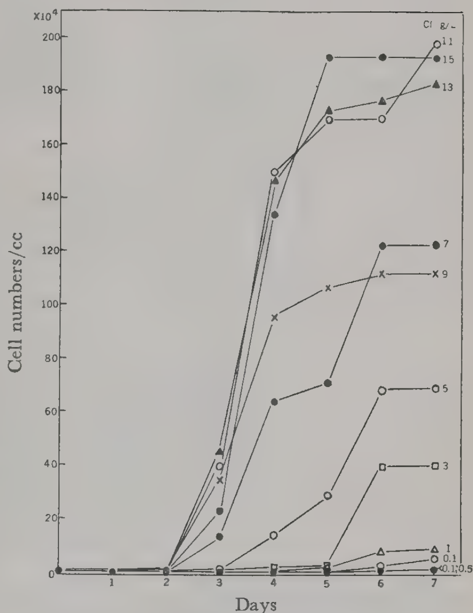


Fig. 21. Growth of *Navicula seminulum* culture at various salinity.

増殖過程を追求した。培養の方法は前項に記した方法と同じである。

a). *Selenastrum gracile* (Fig. 22)

実験期間，1959年5月3～11日，水温24.5～28.5°C，実験結果は8日後における細胞の最大密度に対する各塩分の細胞密度の百分率で示した。

i). Cl 1‰の培養種を原種とした実験 (Fig. 22, II)

淡水からCl 7‰までの培養液では藻種は可成りよく増殖した。特にCl 1‰の増殖は顕著で最大密度は706万細胞/ccに達し，Cl 1‰以下では塩分濃度が低い程，増殖は悪くまたCl 1‰以上では塩分が高い程，増殖は低下した。Cl 7‰以上では細胞は実験後期にはブロック状となり，沈降する傾向が観察された。

ii). Cl 5‰の培養種を原種とした実験 (Fig. 22, III)

各塩分濃度における増殖過程は前述のCl 1‰の培養種を原種とした場合とほぼ同じ傾向を示し，最大密度はCl 1‰で628万細胞/ccに達し，それより高いか或は低い塩分では増殖は貧弱であった。

iii). Cl 11‰の培養種を原種とした実験 (Fig. 22, IV)

Cl 11‰の藻種密度は極めて小さいため，本実験に用いた種付量も少く，また増殖速度も前者に比べて緩慢であるため実験は15日間にわたって行った。6日以降，可成り増殖をしたが，最もよく増殖したのはCl 7‰で，最大密度は500万細胞/ccに達し，それよりも高塩分，ならびに低塩分濃度では増殖は著しく貧弱となった。特に前述の2種が低塩分のCl 1‰で最大密度を示したのに対し，本実験ではCl 1‰以下では増殖は全く見られず，Cl 7‰で最

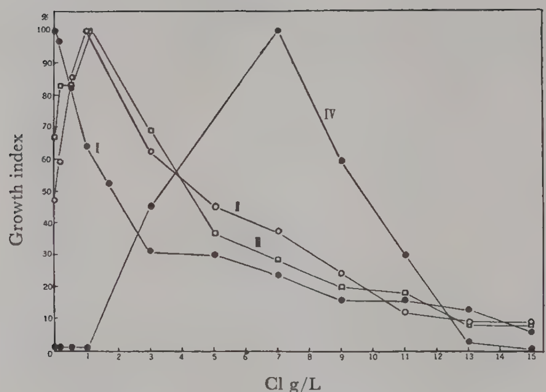


Fig. 22. Salinity adaptation of *Selenastrum gracile.*
I. Original strain was cultured with fresh water medium.
II. Original strain was cultured with Cl 1‰ medium.
III. Original strain was cultured with Cl 5‰ medium.
IV. Original strain was cultured with Cl 11‰ medium.

大密度に達した点は対照的であり，高塩分への適応を物語るものであろう。

b). ***Scenedesmus tetradesmiformis*** (Fig. 23)

実験期間，1959 年 6 月 28 〜 7 月 5 日，水温26〜30.7°C。実験結果は細胞の最大密度に対する各塩分における細胞密度の百分率で表し Fig. 23 に示した。使用原種の培養液の塩分濃度の相異にかかわらず，最大密度は淡水，又は Cl 0.1 ‰ の低塩分濃度に見られ，塩分が高い程その増殖量は低下し，塩分に対する適応性は認められなかった。

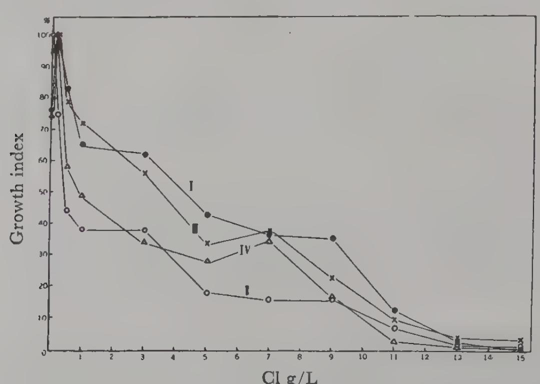


Fig. 23. Salinity adaptation of *Scenedesmus tetradesmiformis*. No adaptation was observed.
I. Original strain was cultured with fresh water medium.
II. Original strain was cultured with Cl 1‰ medium.
III. Original strain was cultured with Cl 5‰ medium.
IV. Original strain was cultured with Cl 11‰ medium.

3). 形態に及ぼす塩分の影響

前項で述べた主要植物プランクトンの増殖に対する塩分の影響についての実験の際，緑藻類の *Selenastrum gracile*, *Scenedesmus tetradesmiformis* の2種類に細胞の形態に顕著な変化が観察された。

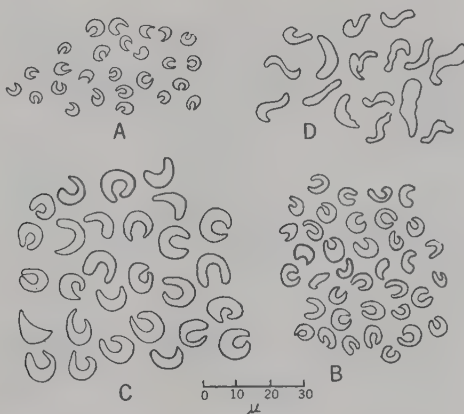


Fig. 24. The 4 types of *Selenastrum gracile* REISCH. cell occurred in laboratory culture.
A: small cells B: normal cells C: large cells D: abnormal cells

a). *Selenastrum gracile*

Selenastrum gracile は単細胞で，その形態は鎌形を呈し，彎曲の度合は深いもの，浅いものがある。また大きさも大小様々で長径は3μから10μ以上に達する（FIG.24）。*Selenastrum* を種々の塩分濃度で培養した場合，その大きさの組成が塩分の違いによって，どの様に変化するかを明らかにするために I)－3－1)－b) 項の実験に用いた淡水培養のもの，及び I)－3－2)－a)－ii) 項で用いた Cl 5‰ の培養種を夫々原種としたものについて，隔日に at random に標本抽出を行い，その200細胞について大きさを測定し，その組成の日変化を百分率で表し，FIGS. 25, 26 に示した。細胞の大きさは FIG. 24 に示したように便宜上，4段階に分け，小形細胞(A)，中形細胞(B)，大形細胞(C)，異形細胞(D)とした。原種の大きさの組成は FIG. 25, 26 に示した。淡水で保存培養を行ったもの（FIG. 25）は大形細胞22%，中形細胞36%，小形細胞42%で，小形細胞の占める割合が幾分多いが，全体的には大形，中形，小形細胞が均等に混在しているといえよう。一方 Cl 5‰ で培養した原種（FIG. 26）では大形細胞16%，中形細胞72%，小形細胞10%，異形細胞1%で，中形細胞が圧倒的に多く，両者の原種の大きさの組成は異なっていたが，FIGS. 25, 26 に明らかのように両者の大きさの組成の変化過程の傾向は類似するので総括した述べると次のようになる。

i). 小形，中形細胞

実験開始2日乃至4日後の最もよく増殖する時期の細胞群は殆んど小形，中形細胞で占められる。特に低塩分での培養種は小形細胞の占める割合が大きく，培養後期には50〜70%を占めた。しかしながら Cl 5‰以上の高塩分では小形細胞の占める割合は小さく，特に Cl 9, 15‰では培養後期には僅かに出現したのみである。また中形細胞は Cl 5‰, 9‰の培養で，

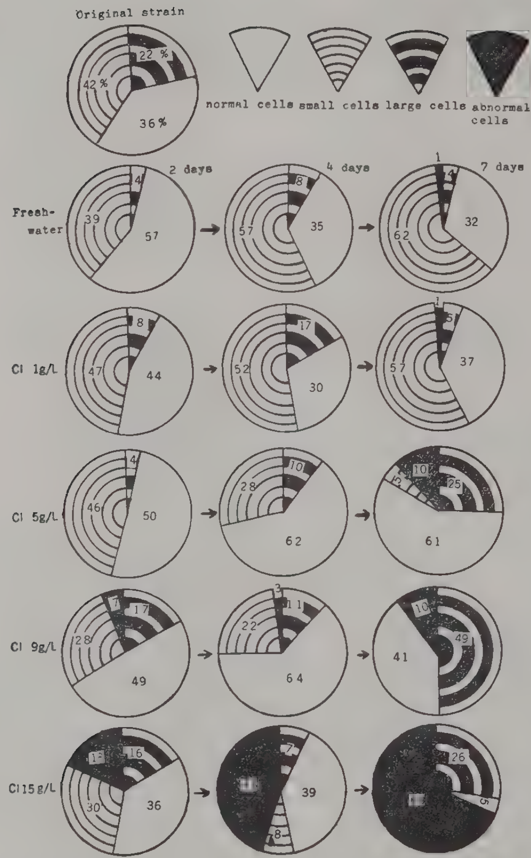


Fig. 25. The daily changes in size composition of *Selenastrum gracile* cells grown in cultures with various salinity.
Original strain was cultured with fresh water medium.

その占める割合が大きく，Cl 5 ‰では大形細胞を加えると60〜80%を占め，また Cl 9 ‰では90%以上となって中形・大形細胞群が卓越し，低塩分で小形細胞が卓越もるのと対照的であった。

ii). 大 形 細 胞

実験供試原種には大形細胞は夫々22%，16%を含んでいた。7日乃至9日後の各塩分で培養した細胞の大きさの組成は淡水，Cl 1 ‰等の塩分濃度の低い培養液では大形細胞の占める割合は極めて小さく，5%以下であった。然しながら Cl 9，15‰ 等の高い塩分では大形細胞の割合が大きくなる傾向があった。

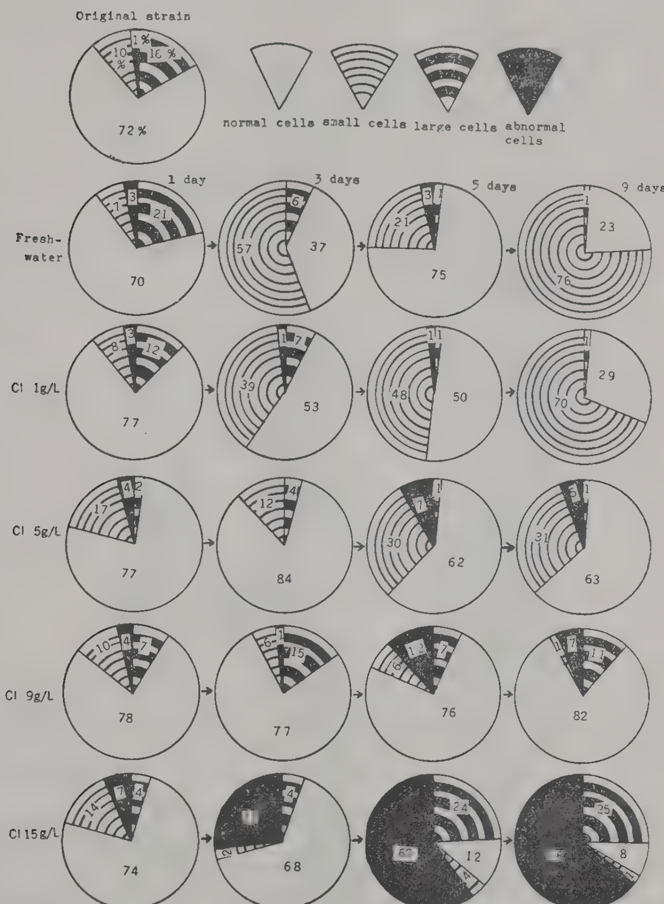


Fig. 26. The daily changes in size composition of *Selenastrum gracile* cells grown in cultures with various salinity.
Original strain was cultured with Cl 5‰ medium.

iii). 異　形　細　胞

異形細胞は Cl 9‰以上の高い塩分で出現し，塩分濃度が高い程，また培養が進むにつれてその占める割合が増加し，特に Cl 15‰では培養後期には70%に達した。

b). *Scenedesmus tetradesmiformis* (Figs. 27, 28, 29)

Scenedesmus tetradesmiformis を種々の塩分濃度で培養した場合，塩分の違いによって細胞形態に著しい相違が観察された。これらの関係を明らかにするために I)－3－1)－C) 項の実験に用いた淡水培養のもの，I)－3－2)－b) 項の Cl 11‰の培養種を夫々原種としたものを *Selenastrum* の場合と同様，隔日に任意に標本抽出を行い，その 200 細胞の大きさ，形態を調べ，これらの組成の日変化を百分率で表しFigs. 28, 29に示した。

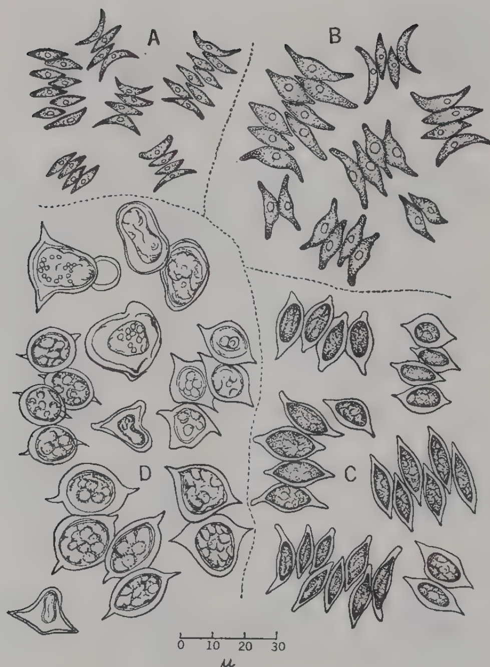


Fig. 27. The 4 types of *Scenedesmus tetradesmiformis* (Wolosz.) Chod. cell occurred in laboratory culture.
A: small cells B: normal cells C: large cells D: abnormal cells

Scenedesmus の細胞の大きさを便宜上 Fig. 27 に示すように4段階に分け，小形細胞(A)，中形細胞(B)，大形細胞(C)，異形細胞(D)とした。

供試原種の大きさの組成は Figs. 28, 29 に示した。淡水で保存培養を行ったものは中形細胞が81%と圧倒的に多く，小形細胞は19%であった。一方 Cl 11‰で培養した原種は異形細胞が94%を占め，大形細胞は6%であった。従って前者が中形，小形細胞であるのに対し，後者は異形及び大形細胞で，その組成は全く異なっていた。これらの組成の変化過程を総括すると次のようになる。

i). 小形・中形細胞

淡水および Cl 11‰での培養種を原種とし，各種塩分で培養した場合の形態変異系列は類似している。即ち塩分の低い培養液の培養種ほど，また培養初期ほど小形，中形細胞の占める割合が大きい。特に小形細胞は増殖の盛んな培養初期に多く出現し，培養後期には中形，乃至大形細胞の占める割合が大きくなる傾向がある。

ii). 大 形 細 胞

淡水で保存培養を行った原種には大形細胞は全く含まれていなかったが，各塩分濃度での培養過程において，特に培養後期には淡水から Cl 9‰までの培養種は大形細胞が 80〜90%

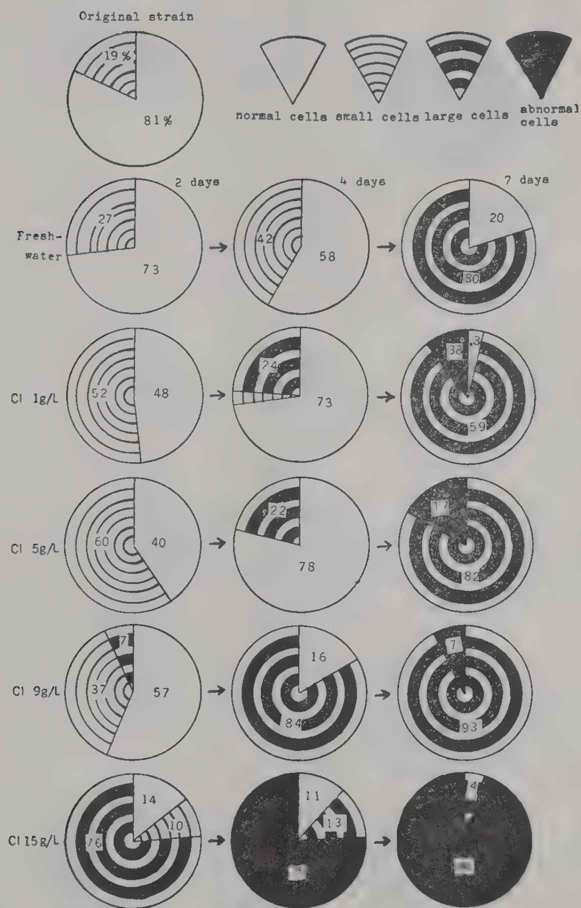


Fig. 28. The daily changes in size composition of *Scenedesmus tetradesmiformis* cells grown in cultures with various salinity.
Original strain was cultured with fresh water medium.

も出現し，塩分が高い程，その出現時期も早く，Cl 15‰ では，すでに2日後には76%を占めていた。

Cl 11‰の培養種を原種とした場合には，大形細胞の出現は前者ほど著しくないが，Cl 5‰で最も多く出現した。

iii). 異　形　細　胞

供試原種に異形細胞を含むもの（Cl 11‰），含まぬもの（淡水）にかかわらず，培養過程において異形細胞の出現は，塩分の高い Cl 9 乃至15‰の培養種のみに卓越する傾向があり，低塩分での培養種には全く出現しないか，出現しても，その占める割合は極めて小さい。

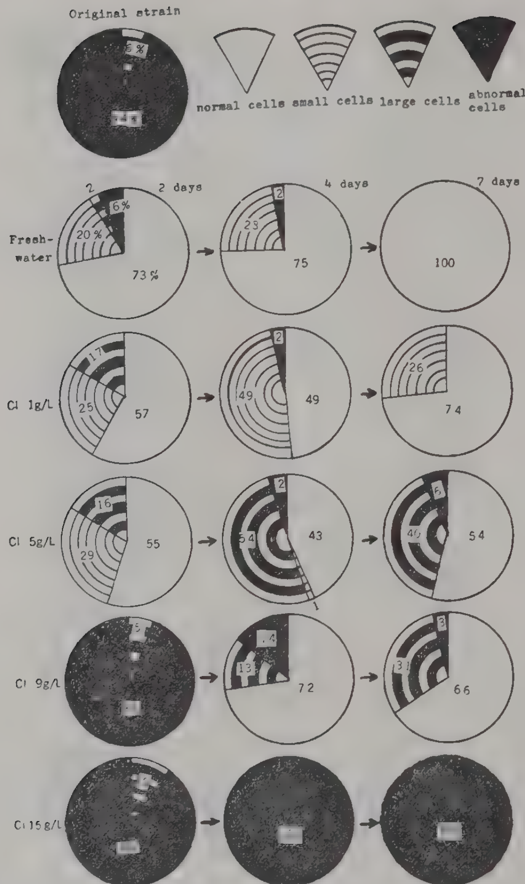


Fig. 29. The daily changes in size composition of *Scenedesmus tetradesmiformis* cells grown in cultures with various salinity.
Original strain was cultured with Cl 11 ‰ medium.

4). 群体形成に及ぼす塩分の影響

Scenedesmus tetradesmiformis は通常4細胞乃至8細胞の群体を形成している。種々の塩分濃度で培養した場合，塩分の違いによって群体を形成している細胞数に著しい相違が観察されたので，これらの関係を明らかにするため，前項の形態に及ぼす塩分の影響の実験の際，隔日に標本抽出された200細胞の藻種について，その群体形成の状態をしらべ，組成の日変化を百分率で表し Figs. 30, 31 に示した。

実験供試原種の群体形成は，淡水で保存培養を行ったものは4細胞のものが77%を占め圧倒的に多く（Fig. 30），また Cl 11 ‰ での培養種は単細胞が圧倒的に多く79%を占め（Fig.

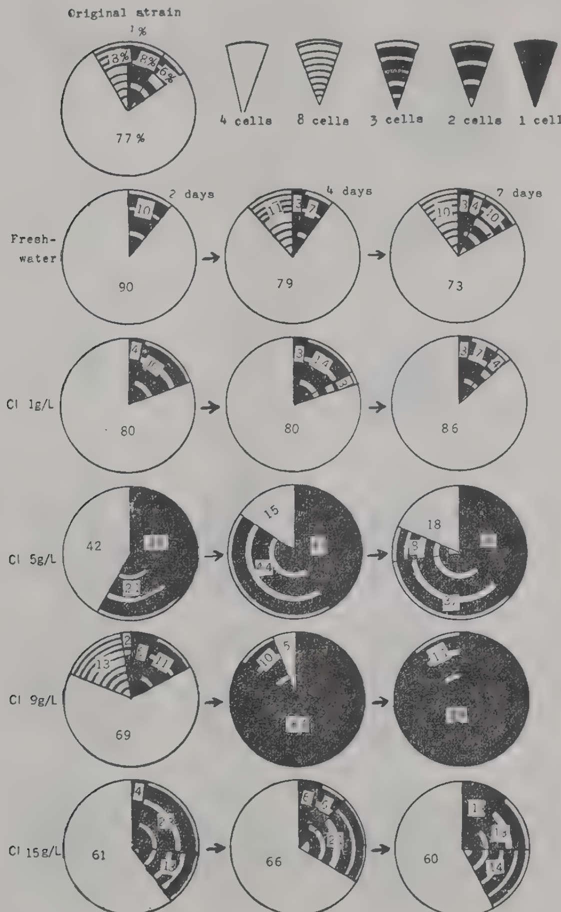


Fig. 30. The daily changes in colony formation of *Scenedesmus tetradesmiformis* cells grown in culture with various salinity.
Original strain was cultured with fresh water medium.

31)，両者の群体構成には著しい相違があった。これらの2原種を各塩分濃度で培養した場合，両原種の群体構成に著しい相違があるにもかかわらず，その変異系列は類似しているので総括して述べる。

a)．低塩分濃度培養の場合

淡水ならびに Cl 1‰ の低塩分で培養した培養種の群体構成は，上述の原種の群体構成の相違にかかわらず，4細胞群体が最も多く，80～90%を占めた。また8細胞群体も10%ほど出現したが単体，2細胞，3細胞群体の出現は極めて少ない。

b)．高塩分濃度培養の場合

一方両原種を Cl 5，9，15‰の高塩分で培養した場合には，単体乃至2細胞群体の占める

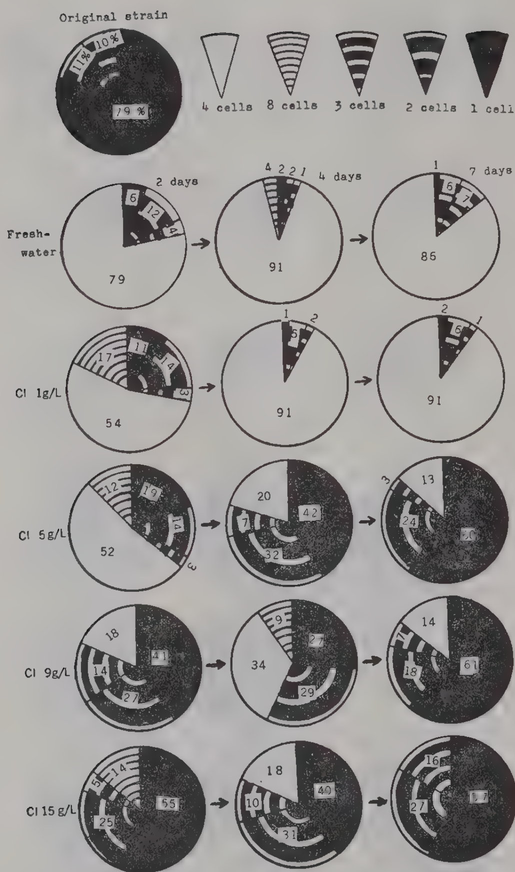


Fig. 31. The daily changes in colony formation of *Scenedesmus tetradesmiformis* cells grown in cultures with various salinity.
Original strain was cultured with Cl 11‰ medium.

割合が圧倒的に大きくなる。この傾向は，Cl 11‰ の原種の場合が顕著であり，特に培養液の塩分濃度が高いほど，また培養後期になる程，その傾向が著しい。従って *Scenedesmus* の群体形成を抑制する要因の一つとして塩分は重要であると考えられる。しかしながら，淡水での培養種を原種とした場合には，Fig. 30 に示すように Cl 15‰ では 4 細胞群体が約 60% を占め，単細胞が著しく少ない。これは Cl 15‰ では，殆んど分裂，増殖しないために，培養初期の藻種の組成が変化しないことに原因するのであろう。

4. 要　約

養鰻池の主要植物プランクトンの増殖，ならびに，形態に対する塩分の影響について，上

述の実験結果を要約すると次のようになる。

1)．藍藻類の *Microcystis aeruginosa* の増殖に及ぼす塩分の影響については，Cl 0.1‰での増殖量が最も大きく，塩分濃度の増加に伴って増殖量は著しく低下する。各塩分濃度における細胞密度を最大密度に対する百分率で表すと Fig. 32 のようになる。

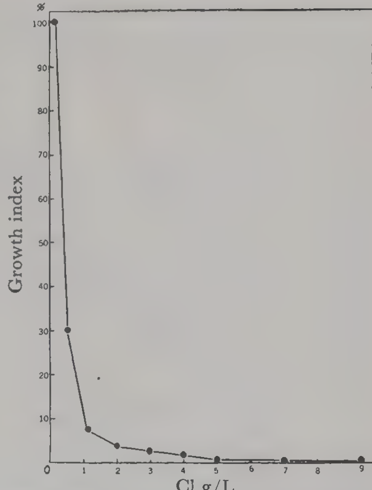


Fig. 32. Maximum growth of *Microcystis aeruginosa* culture at various salinity.

2)．緑藻類の中，淡水産の *Selenastrum gracile*, *Scenedesmus tetradesmiformis*, *Chlorella vulgaris* は淡水乃至は低塩分濃度で最大密度を示し，塩分濃度が高くなると増殖は著しく低下する。一方汽水産と考えられる *Chlamydomonas* sp. は Cl 3‰で最大密度に達し，それよりも高い塩分，及び低い塩分濃度では増殖は貧弱となるが，塩分に対する耐忍の巾は広い。

海産 *Chlamydomonas* sp. は Cl 15‰で最大密度に達するが，Cl 5‰までは可成りよく増殖し，塩分に対する耐忍の巾は相当に広い。

これらの緑藻類の各塩分濃度における細胞密度を最大密度に対する百分率で表すと Fig. 33 となる。

3)．珪藻類の中，*Cyclotella Meneghiniana* は Cl 3‰と Cl 0.1‰に増殖のピークがあるが，Cl 11‰の高塩分濃度まで可成り増殖し，塩分に対する耐忍の巾は広い。*Chaetoceros Muelleri* は Cl 5〜7‰で最もよく増殖し，それよりも高鹹ならびに低鹹では貧弱となる。*Navicula seminulum* は Cl 15‰で最もよく増殖し，低鹹では貧弱となるが塩分に対する耐忍の巾は可成り広い。珪藻類の各塩分濃度における細胞密度を最大密度に対する百分率で表すと Fig. 34 となる。Fig. 33, 34 で明らかのように珪藻類は緑藻類に比べ，塩分に対する耐忍の巾は広いといえよう。

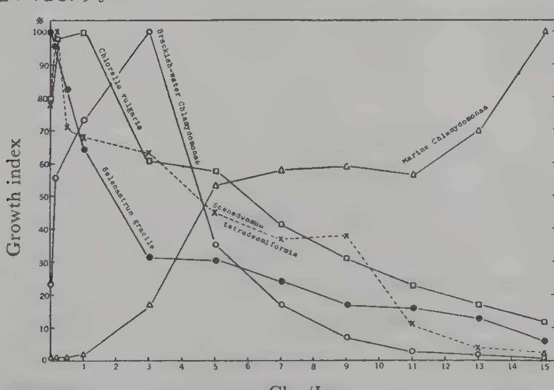


Fig 33. Maximum growth of green algae at various salinity.

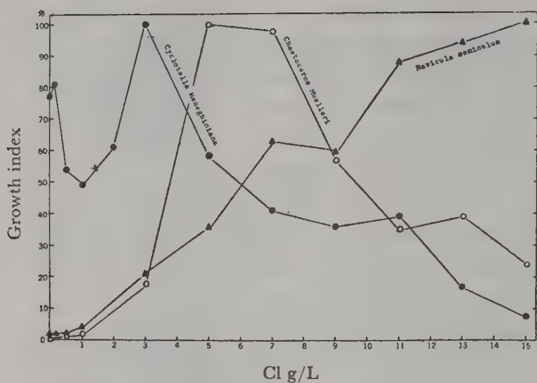


Fig. 34. Maximum growth of diatoms at various salinity.

4). 塩分に対する適応性については *Selenastrum gracile* は Cl 11‰の高塩分濃度で18日間培養した藻種は，低塩分の培養液に戻した場合，増殖は低下し最大増殖は Cl 7 ‰ にあって幾分高鹹域に適応する傾向がある。*Scenedesmus tetradesmiformis* は塩分に対する適応性は認められなかった。

5). *Selenastrum gracile* の形態は増殖の盛んな時期，及び淡水，Cl 1 ‰ の低塩分濃度では中形，乃至小形細胞が圧倒的に多く，塩分濃度の高い Cl 9 ‰で培養した場合には，中形，大形細胞が多く，小形細胞は著しく少い。更に Cl 15‰では殆んど異形細胞となり，また大形細胞も多い。

6). *Scenedesmus tetradesmiformis* は低塩分で培養した場合には小形，中形細胞が圧倒的に多いが，Cl 5，9 ‰では逆に大形細胞が多くなり，小形細胞は全く出現しない。更に Cl 15‰では殆んど大部分が異形細胞となる。従って塩分濃度が高い程，細胞は大形化する。

7). *Scenedesmus tetradesmiformis* の群体構成に及ぼす塩分の影響も顕著で，淡水乃至 Cl 1 ‰ の低塩分では 4 細胞群体が圧倒的に多く，また 8 細胞群体も出現するが，塩分の高い Cl 5，9，15 ‰ では単細胞のものが著しく多くなる。従って塩分濃度が高いほど，群体構成は悪く，細胞は，ばらばらになる傾向がある。

5. 考　　　察

1). 植物プランクトンの増殖に対する塩分の影響

Braarud (1951) は海産鞭毛藻類の増殖に対する塩分の影響について実験を行い，*Syracosphaera Carterae* は Salinity 25〜45‰の高塩分，*Cryptomonas sp.* は S. 15〜20‰ の低塩分でよく増殖する。また *Amphidinium* は増殖に対する塩分の巾は広いが，特に S. 15〜20‰でよく増殖し，*Exuviaella baltica* は S. 10〜40‰ でよく増殖，塩分に対する耐忍の巾の広いことを明らかにした。Allen (1956) は *Platymonas* sp. は淡水から海水の 2 倍の塩分濃度まで増殖することを報告している。

養鰻池における主要植物プランクトンの増殖に対する塩分の影響は *Microcystis aeruginosa* 及び淡水産緑藻類は高塩分では増殖が著しく抑制されるが，汽水産，或は海産 *Chlamydomonas*

では塩分に対する耐忍の巾は可成り広い。珪藻類では *Cyclotella Meneghiniana*, *Navicula seminulum* は広範囲の塩分でよく増殖し，塩分に対する耐忍の巾が広く，緑藻類と対照的である。これらの研究結果で明らかのように，植物プランクトンの塩分に対する耐忍性は種類によって異なるといえよう。

2). 植物プランクトンの形態に及ぼす塩分の影響

Selenastrum gracile, *Scenedesmus tetradesmiformis* は高塩分では増殖が抑制されるばかりでなく，細胞形態は大形化する傾向を示し，特に Cl 9‰ 以上では異形となる。この形態変異は顕著である。また両種の分裂・増殖の盛んな時期の細胞形態は小形，中形細胞が圧倒的に多く，これらは正常細胞と考えられ，*Selenastrum* では Cl 9‰まで，*Scenedesmus* では Cl 5‰の塩分までの培養種で占める割合が大きく，それ以上の高塩分では大形ならびに異形細胞が多くなる。一方増殖に対する塩分の影響では *Selenastrum* は Cl 7‰までが増殖可能な塩分範囲であり，*Scenedesmus* では Cl 3‰までは可成り増殖する。従って *Selenastrum* では Cl 7‰以上，*Scenedesmus* では Cl 3‰以上の塩分は，これら藻類にとって不適当な環境条件であるといえよう。*Scenedesmus tetradesmiformis* の群体形成は 4 細胞が正常であるが，Cl 3‰以上では，ばらばらになる傾向がある。群体形成と環境条件との関係については SMITH (1950) によると，群体を形成する細胞数は母細胞の生理条件に依存され，適切な環境では細胞は多くの群体を形成する。また PRESCOTT (1954) は不自然な条件では細胞は単体で存在することを述べている。従って *Scenedesmus tetradesmiformis* は Cl 3‰での培養種には単細胞のものが多く出現することから，塩分に対する適切な環境条件は Cl 3‰以下の低塩分濃度にあるといえよう。

しかし *Scenedesmus* を Cl 11‰で培養し，単細胞の異形細胞が卓越した藻種を Cl 1‰以下の低塩分で培養すると盛んに増殖し，4 細胞群体の小形細胞が出現する。従って高塩分で形成される異形細胞も増殖力を維持していると考えてよい。

II). 増殖に対する栄養塩類の影響

1. 緒　　言

養魚池において植物プランクトンの増殖に適切な環境を作るための基礎的研究として，里見 (1959 a, 1959 b) は *Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus obliquus* の培養を行い，その増殖とN－P比，アルカリ度などの関係を明らかにし，更に施肥と炭酸の問題についての実験的研究を行った。また伊藤・岩井 (1958 c) は養鰻池で植物プランクトンの増殖を計るため，培養実験の結果に基いて施肥を行い，成果を得た。

一方天然湖沼における植物プランクトンの分布や季節的消長が，主として水中に溶存する栄養塩類の濃度，組成の違いに起因するとの立場から CHU (1942, 1943), RODHE (1948) 等は種々の植物プランクトンを湖水から分離，純粋培養を行って，それらの増殖と栄養塩濃度の関係について多くのすぐれた実験的研究を行った。更に松江 (1954) による餌料生物としての海産 *Skeletonema costatum* の増殖生理に関する研究，田宮ら (1954 a, 1954 b) による *Chlorella* の生理・生化学的研究，その他多くの研究者によって植物プランクトンの色々な種類について，その増殖生理に関する研究がなされて来た。これらの研究で明らかのように植物プランクトンの増殖を支配する要因としては第1に栄養塩類が挙げられている。

養鰻池において，これら栄養塩類が植物プランクトンの制限要因として重要であるか否かを明らかにすることは池水管理の実際において極めて重要な問題である。筆者は養鰻池で最も卓越する藍藻類の *Microcystis aeruginosa*, 緑藻類の *Selenastrum gracile* 珪藻類の *Cyclotella Meneghiniana* を池水から分離，純粋培養を行い，その増殖に対する栄養塩類の影響について実験的研究を行った。

2. 材料及び方法

藍藻類の *Microcystis aeruginosa*, 緑藻類の *Selenastrum gracile*, 珪藻類の *Cyclotella Meneghiniana* 3種の分離法，ならびに培養液の栄養塩組成は前項で述べたと同じであって培養液は，藍藻類は Detmer の改良液，緑藻，珪藻類は Chu No. 10 液を用いた。これらの培養液の栄養塩組成を基本とし，実験に際しては，あらかじめ実験を行う栄養塩欠除の培養液を作り，その後，対照とする栄養塩を所定濃度加えた。この際，結合している他の無機塩の不足を補い，或はその影響を除くために他の栄養塩を代用したが，それらの添加濃度は凡て Detmer 改良液，或は Chu No. 10 液における夫々の濃度を基準とした。添加濃度の違いによって培養液の pH がアルカリに傾くものは HCl, 酸性に傾くものは K_2CO_3 で調整し，実験開始時の pH を8～9にした。この範囲では増殖に顕著な差は認められないことを予備実験で確めた。培養液の殺菌，培養の容器，光源，藻類の定量法などは 前項 I)—2. に掲げたと同じ方法である。

3. 研　究　結　果

1). 藍 藻 類 *Microcystis aeruginosa* Kützing.

実験はN，P，K，Mg，Ca，Fe，soil extract の7種の種々の濃度について行った。水温は30±1.5°Cに保った。

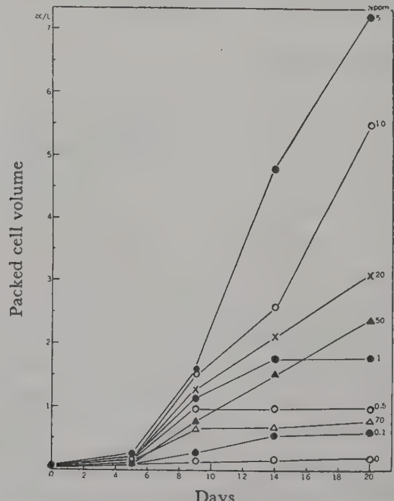


Fig. 35. Growth of *Microcystis aeruginosa* culture at various concentrations of nitrogen.

a)．窒　素　N (Fig. 35)

窒素源としては尿素（NH_2CONH_2）を用いた。培養初期には N＝0.5，1，5，10，20 p.p.m. では同様の増殖傾向を示したが，20日後には N＝5，10 p.p.m. の増殖が最もよく，夫々 7.20 cc/L を示し，N＝0，0.1，0.5 p.p.m. 及び 70 p.p.m. の増殖量は著しく悪かった。

b)．燐　P (Fig. 36)

燐の供給源としては K_2HPO_4 を使用した。Fig. 36 に明らかのように P＝0.1～10 p.p.m. の増殖は良好で，特に P＝1 p.p.m. の増殖は著しく，最大 7.20cc/L に達した。

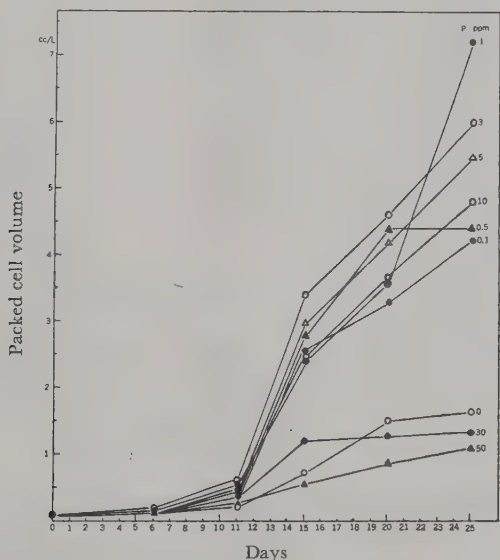


Fig. 36. Growth of *Microcystis aeruginosa* culture at various concentrations of phosphorus.

c)．カリウム K (Fig. 37)

カリウムの供給源には K_2CO_3 を使用した。培養 14 日間の増殖量を比較すると K＝1500 p.p.m. までは添加量に応じて増殖量も増加するが，K＝2000 p.p.m. では増殖が低下した。最も良好であったのは K＝700 p.p.m. の 6.60 cc/L，1500 p.p.m. の 6.30 cc/L である。

b)．マグネシウム Mg (Fig. 38)

マグネシウム源として $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ を使用した。18日間の実験で Mg＝0.1 p.p.m. の増殖量が 5.20 cc/L の最大であったが，全体的には Mg＝0～100 p.p.m. の範囲では増殖に対する濃度差の影響は顕著ではない。

e)．カルシウム Ca (Fig. 39)

カルシウム源として $CaCl_2$ を用いた。Mg の場合と同じように，18日間の実験では 0～50 p.p.m. の範囲では Ca の濃度差による増殖量に顕著な差異は認められず 3.40～4.40 cc/L であった。

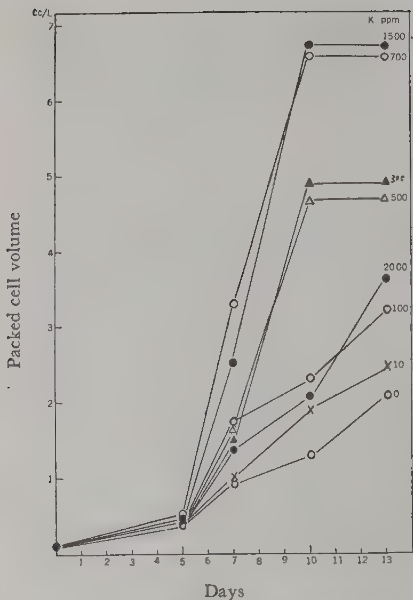
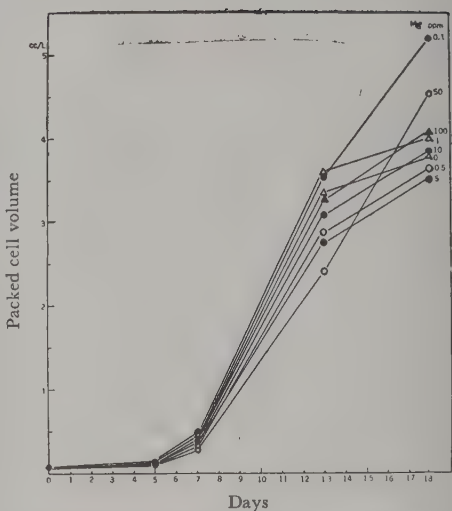


Fig. 37. Growth of *Microcystis aeruginosa* culture at various concentrations of potassium.



Fgi. 38. Growth of *Microcystis aeruginosa* culture at various concentrations of magnesium.

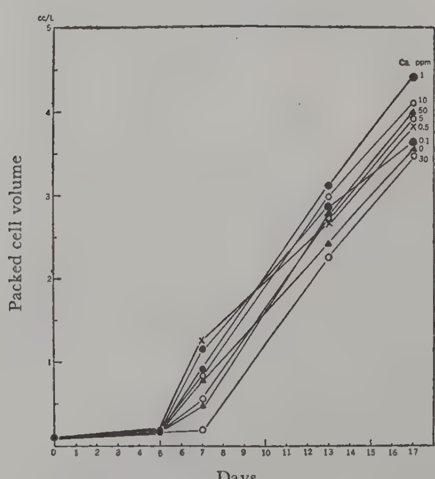


Fig. 39. Growth of *Microcystis aeruginosa* culture at various concentrations of calcium.

f)．鉄 Fe (Fig. 40)

鉄の供給源には Fe Cl_3 を用いた。Fe＝5 p.p,m. の添加によって培養液は微かに赤褐色に着色し，それ以上の濃度では沈澱が生ずるので 5 p.p.m. を最大濃度として実験を行った。20日間の実験で Fe＝1，3，5 p.p.m. における増殖量は夫々5.90 cc/L，6.20 cc/L，4.80 cc/L を示し良好であった。しかし Fe＝0，0.1，0.5p.p.m. の増殖は著しく悪かった。

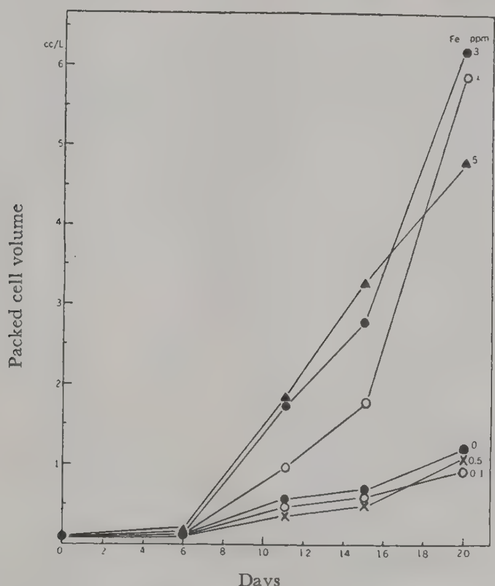


Fig. 40. Growth of *Microcystis aeruginosa* culture at various concentrations of iron.

g)．**Soil extract** (Fig. 41)

Soil extract は養鰻池底泥から作ったものである。20日間にわたる実験結果によると，3％ Soil extract の添加が最も効果的で 7.60cc/L を示したが，全体的に見ると1～10％の添加は *Microcystis* の増殖に好結果をもたらし，0.5％以下では効果は著しく小さい。

h)．**培養過程における色調の変化と栄養塩添加の効果**

Microcystis aeruginosa を培養している際，最大密度に達して後も，その色調は1ヶ月乃至それ以上にわたって濃緑色の鮮かな色調を呈するのが通常であるが，殆んど大部分の場合褪色が始まり，1週間程で黄褐色から赤褐色に変化するのが観察された。この変化過程は急速に進行する場合が多い。この現象が如何なる原因によって生ずるのか，また藻種の死滅によるものかを実験するために予察的ではあるが褪色し，黄褐色に変化した *Microcystis* に栄養塩を添加，その色調の変化を観察した。藻種は1960年8月15日 subculture を行い，著しく増殖したもので，10月1日から色調に変化を来し，濃緑色から黄褐色になったものを使用した。

N，P添加の効果は Table 14 に示した。N添加，及びN＋P添加では添加1日後に効果が現れ，細胞は淡緑色になり，2日後には緑色となり，更に3日後には深緑色を呈し，褪色

前の色調に回復した。一方P添加及び control は実験前と同じく黄褐色を呈していた。従って黄褐色から鮮緑色への回復はNの添加が即効的であり，またこの実験から，黄変した *Microcystis aeruginosa* の細胞は決して死滅したものでないことが分る。

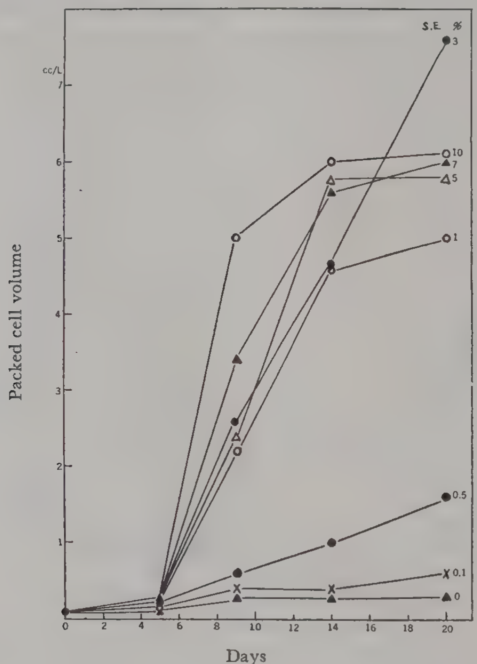


Fig. 41. Growth of *Microcystis aeruginosa* culture at various concentrations of soil extract.

Table 14. The availability of urea on *Microcystis* cells faded into yellowish brown.

Treatment	1960, Oct. 10	Oct. 11	Oct. 12	Oct. 13
Control	Yellowish brown	Yellowish brown	Yellowish brown	Yellowish brown
+N	Yellowish brown	Light green	Green	Deep green
+P	Yellowish brown	Yellowish brown	Yellowish brown	Yellowish brown
N+P	Yellowish brown	Light green	Green	Deep green

N : NH_2CONH_2 (10 p.p.m. N),　P : K_2HPO_4 (5 p.p.m. P).

i). 要　　　約

Microcystis aeruginosa の増殖に対する栄養塩類の影響についての上述の結果は次のように要約できる。

i)　Nは5 p.p.m., Pは1 p.p.m., Kは700p.p.m., Fe は3 p.p.m., Soil extract は3％の場合の増殖が最もよく，Mg 及び Ca には増殖に対する効果は，この実験からは殆んど認められなかった。

ii) 黄褐色に褪色した *Microcystis aeruginosa* 細胞の緑化には窒素添加が即効的であった。

2). 緑藻類 *Selenastrum gracile* Reinsch.

実験は N，P，K，Mg，Ca，Na，Fe，A_5（微量要素）の8種類の種々の濃度について藻類の増殖過程を7日間にわたって調べた。

a). 窒　素　N (Fig. 42)

窒素源には $Ca(NO_3)_2$ を用い，添加量はNとして0，0.01，0.05，0.1，0.5，1，3，5，7，10，20，30，50，100 p.p.m. の14種である。添加量の少い培養液の Ca 量の不足を補うためには $CaCl_2 \cdot 2H_2O$ を使用した。実験結果は Fig. 42 に示すように 50 p.p.m. で最大密度の 300万細胞/cc を示したが，全体的には 3 p.p.m. 以上では可成り増殖し，1 p.p.m. 以下の濃度では増殖は著しく低下し，更に 0.1 p.p.m. 以下の濃度では殆んど増殖しなかった。水温は23～26°Cであった。

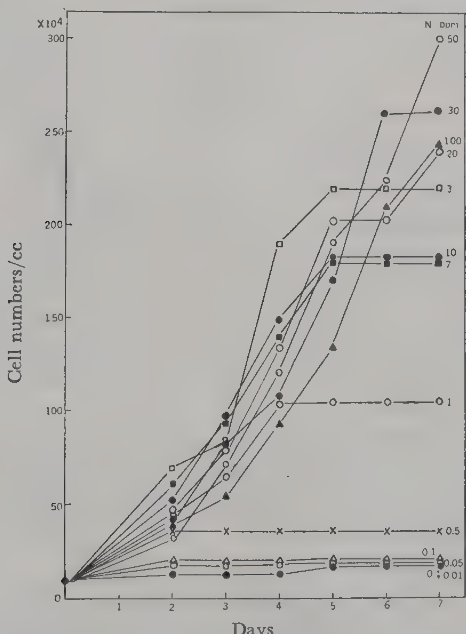


Fig. 42. Growth of *Selenastrum gracile* culture at various concentrations of nitrogen. W. T. 23～26°C

b). 燐　P (Fig. 43)

燐源には K_2HPO_4 を使用した。燐の添加濃度の少い培養液でのKの不足に対しては KCl で補った。実験結果は Fig. 43 に明らかのように 0.5，1，3 p.p.m. で最もよく増殖し，最大密度は 1 p.p.m. で最もよく増殖し，最大密度は 1 p.p.m. で 300 万細胞/cc に達し，0.1 p.p.m. 以下及び 5 p.p.m. 以上では増殖は著しく低下した。水温は20～23 Cであった。

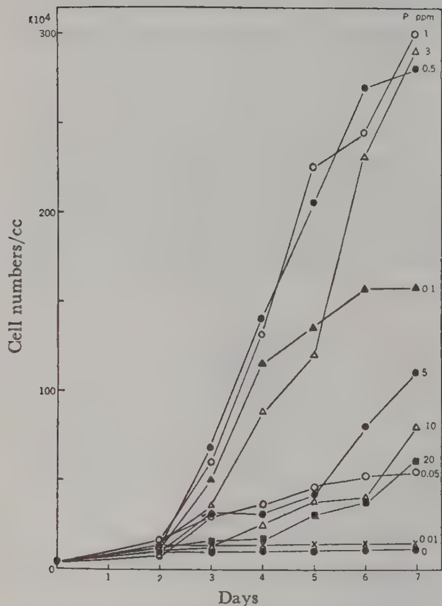


Fig. 43. Growth of *Selenastrum gracile* culture at various concentrations of phosphorus. W. T. 20～23°C

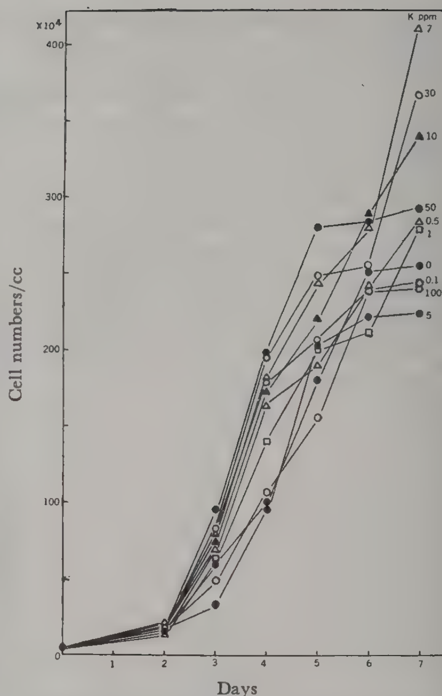


Fig. 44. Growth of *Selenastrum gracile* culture at various concentrations of potassium. W. T. 25～28°C

c). カリウム K (Fig. 44)

カリウム源としては KCl を使用した。燐源に使用する K_2HPO_4 のカリウムの影響を除くため，燐源としては Na_2HPO_4 を代用した。実験結果は Fig. 44 に示すようにK＝0でも著しくよく増殖し，250万細胞/cc に達した。最もよく増殖したのは 7 p.p.m. の添加で420万細胞/cc に達した。水温は25～28°Cであった。

b). マグネシウム Mg (Fig. 45)

マグネシウム源としては $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ の代りに $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ を使用し，S の不足に対しては Na_2SO_4 で補った。実験結果は Fig. 45 に示すように 20 p.p.m. Mg の添加培養液は増殖が最も早く，3日後から著しく増殖し，その最大密度も大きい。その他の培養液では4日以降増殖したが，中でも 10 p.p.m. 添加の増殖速度は大きく，また最大密度も大きかった。最もよく増殖したのは 5，10，20 p.p.m. で中でも 5 p.p.m. の添加は最大 256万細胞/cc に達した。Mg＝0 では全く増殖せず，また Mg=100 p.p.m. では著しく増殖は悪い。水温は25～28°Cであった。

e). カルシウム Ca (Fig. 46)

カルシウム源には $CaCl_2$ を用いた。窒素源に用いる $Ca(NO_3)_2$ のカルシウムの影響を除

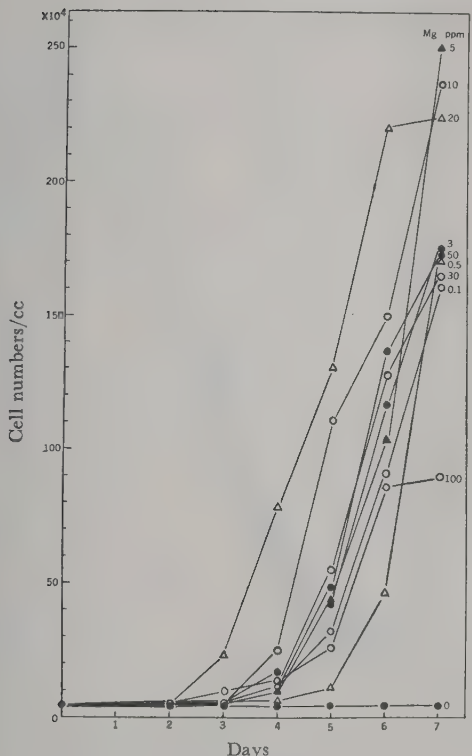


Fig. 45. Growth of *Selenastrum gracile* culture at various concentrations of magnesium. W. T. 25～28°C

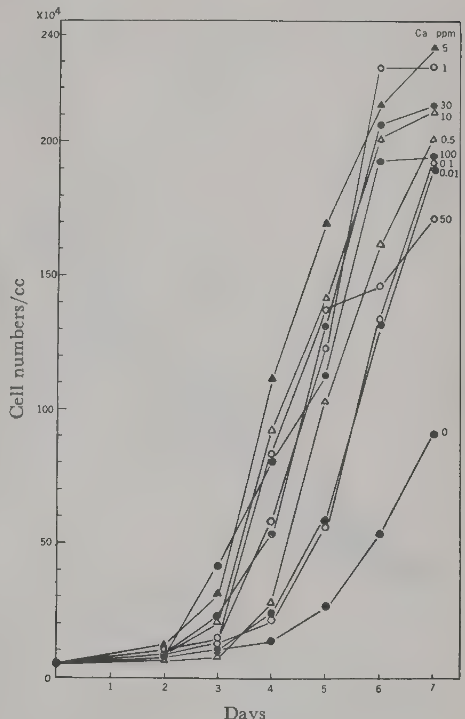


Fig. 46. Growth of *Selenastrum gracile* culture at various concentrations of calcium. W. T. 21～23°C

くため，窒素源には KNO_3 を代用した。実験結果は Fig. 46 に示すように Ca＝0 は増殖が著しく悪いが，0.01 p.p.m. 以上の添加は 全体的に見て 増殖に対して顕著な差はない。最大密度は 5 p.p.m. で 236 万細胞/cc を示した。水温は 21～23°C であった。

f)．ナトリウム Na (Fig. 47)

ナトリウム源には NaCl を用いた。CO_2 源として用いられる Na_2CO_3, Si 源である Na_2SiO_3 の Na の影響を除くため， 夫々 K_2CO_3, K_2O-SiO_3 混合液を代用した。実験結果は Fig. 47 に示すように 1 p.p.m. 添加が最大密度の 230 万細胞/cc に達したが，全体的には添加濃度の差によって増殖には大差がなく，Na＝0 でもよく増殖する。水温は 21～23°C であった。

g)．鉄 Fe (Fig. 48)

鉄源として $FeCl_3$ を用いた。$FeCl_3$ の添加によって培養液は酸性に傾くので N/10 NaOH を滴下し，pH＝9 に調整した。また 30 p.p.m. Fe 以上では培養液は著しい赤褐色を呈し，実験誤差を招く恐れがあったので， 30 p.p.m. 以下の濃度についてのみ実験を行った。 Fig. 48で明らかのように，10 p.p.m. で最大密度の 210 万細胞/cc に達し 30 p.p.m. では幾分低下した。 Fe＝0 でも可成り増殖したが，その最大密度は小さく，0.01～3 p.p.m. の範囲では

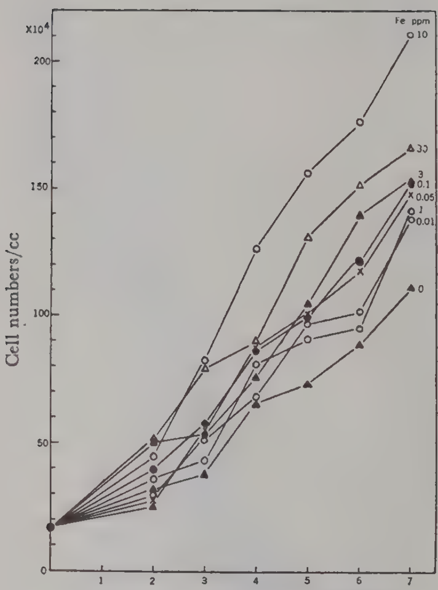


Fig. 47. Growth of *Selenastrum gracile* culture at various concentrations of sodium. W. T. 21～23°C

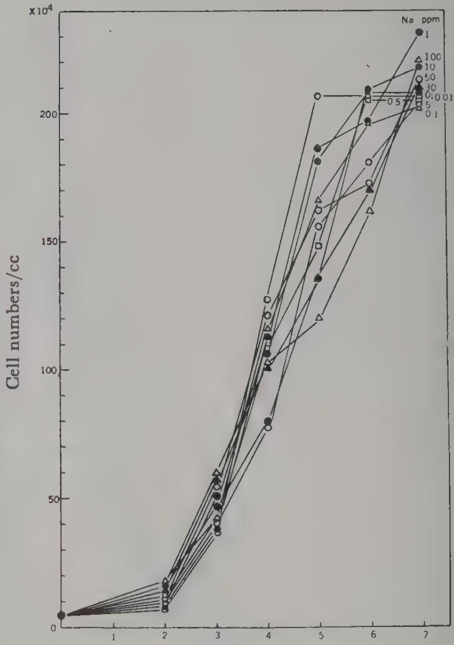


Fig. 48. Growth of *Selenastrum gracile* culture at various concentrations of iron. W. T. 24～27°C

顕著な差は見られなかった。水温は24～27°C であった。

h). A_5 microelement (Fig. 49)

微量要素として A_5 を0.1, 0.5, 1, 5 cc/L 加えその増殖を比較した。5cc/L 加えた培養液では増殖が顕著に抑制され, 殆んど増殖しなかった。最もよく増殖したのは $A_5=0$～0.5cc/L であったが A_5 を加えなくてもよく増殖し, 加えたものと増殖速度, 最大密度とも大差はない。実験期間中の最大密度は0.1cc/L 加えたもので235万細胞/cc に達した。水温は25～28°C であった。

i). 要　　約

Selenastrum gracile の増殖に対する栄養塩類の影響についての上述の結果は次のように要約できる。

i) 窒素に対する要求量は可成り巾が広く3 p.p.m.N 以上でよく増殖するが, 最適濃度は50 p.p.m. である。

ii) 燐の要求量の巾は狭く0.5, 1, 3 p.p.m. の濃度が最適であった。

iii) 増殖に対するカリウムの効果は顕著でなくK＝0でもよく増殖するが, 特に7 p.p.m. の添加は効果的であった。

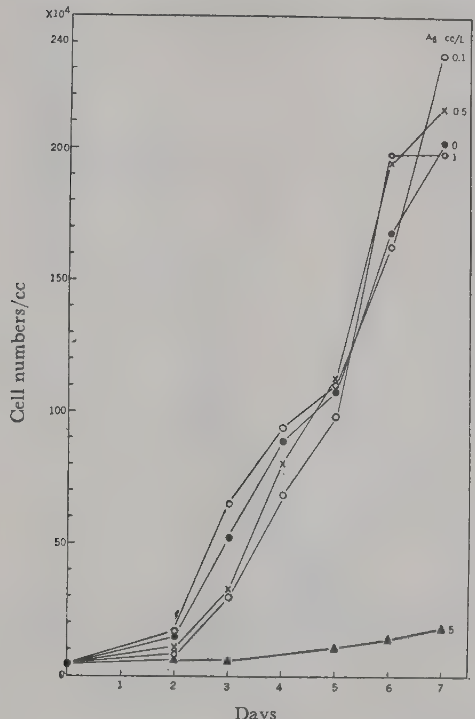


Fig. 49. Growth of *Selenastrum gracile* culture at various concentrations of microelement A_5
W. T. 25～28°C

iv) マグネシウムの最適濃度は5～20p.p.m. の範囲で，それ以上及びそれ以下の濃度では増殖は低下する。

v) カルシウムの増殖に対する最適濃度は1乃至5 p.p.m. であるが，0.01～100 p.p.m. の範囲では顕著な差は認められない。

vi) 増殖に対するナトリウムの効果は殆んど認められず，Na＝0～100 p.p.m. の範囲では増殖に顕著な差はない。

vii) 鉄は 10 p.p.m. の添加が最も効果的であった。

viii) A_5 microelement は増殖に対して効果はなく，5 cc/L の添加はむしろ増殖にとって有害であった。

3). 珪藻類 *Cyclotella Menghiniana* KÜTZING.

実験はN，P，K，Mg，Na，Ca，Si，Feの8種類の種々の濃度について藻類の増殖過程を10日間にわたって調べた。培養液の組成，濃度，培養条件，補足・代用すべき栄養塩の種類，定量法などは前項に述べたと同じ条件で行った。

a) 窒 素 N (Fig. 50)

窒素源には $Ca(NO_3)_2$ を用い，添加量の少い培養液のCa量の不足を補うためには $CaCl_2$・

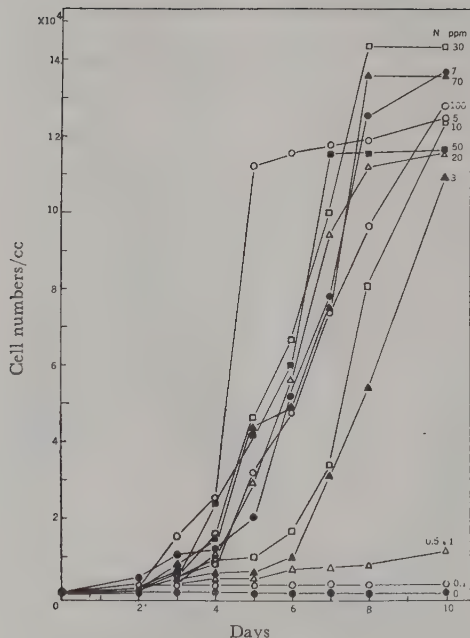


Fig. 50. Growth of *Cyclotella Meneghiniana* culture at various concentrations of nitrogen.
W. T. 18～21°C

2 H_2O を用いた。実験結果は Fig. 50 に示すように，1 p.p.m. 以下の濃度では殆んど増殖しない。 3 p.p.m. 以上では可成り増殖し，増殖速度は 5 p.p.m. の添加の場合が最も早い。最大密度は 30 p.p.m. に見られ，14.4 万細胞/cc に達した。水温は 18～21°C であった。

b). 燐 P (Fig. 51)

燐源には K_2HPO_4 を使用した。燐の添加濃度の少い培養液でのKの不足に対しては KCl で補った。実験結果は Fig. 51 で明らかのように，添加濃度の違いによって増殖量に可成りの差があり，20 p.p.m. 以上及び 0, 0.01 p.p.m. の濃度では殆んど増殖しなかった。最大密度は 0.1 p.p.m. に見られ，17.5万細胞/cc に達した。これらの結果で明らかのように燐の要求量の巾は狭いといえよう。水温は 18～21°C であった。

c). カリウム K (Fig. 52)

カリウム源としては KCl を使用した。燐源に使用する K_2HPO_4 のカリウムの影響を除くため，燐源には Na_2HPO_4 を代用した。実験結果は Fig. 52 に示したように，7 p.p.m. の添加は 17.5万細胞/cc の最大密度に達し，それよりも高い濃度，及び低い濃度ではその濃度に応じて増殖量は低下する。然しK＝0でも可成り増殖することからKの *Cyclotella* への効果は顕著ではない。水温は 19～23°C であった。

d). マグネシウム Mg (Fig. 53)

マグネシウム源としては $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ の代りに $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ を用い，Sの不足に対

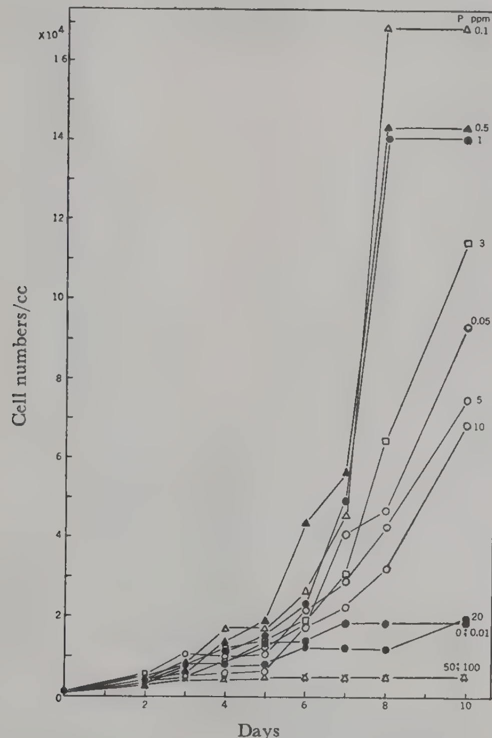


Fig. 51. Growth of *Cyclotella Meneghiniana* culture at various concentrations of phosphorus. W. T. 18～21°C

しては Na_2SO_4 で補った。実験結果は Fig. 53 に明らかのようにマグネシウムの最適濃度は 30 乃至 50 p.p.m. であり，0.5 p.p.m. 以下の低い濃度では増殖は著しく悪い。最大密度は 50 p.p.m. で12.1万細胞/ccを示した。水温は 19～23°C であった。

e). ナトリウム Na (Fig. 54)

ナトリウム源には NaCl を使用した。CO_2 源としての Na_2CO_3，Si 源としての Na_2SiO_3 の Na の影響を除くために，夫々 K_2CO_3，K_2O-SiO_3 混合液を代用した。ナトリウムの効果は極めて顕著で，Fig. 54 に明らかのように 30 p.p.m. の添加は最大密度47.5万細胞/ccに達した。また 5 p.p.m. 以上の添加では可成りよく増殖するが，3 p.p.m. では増殖は悪く，更に 1 p.p.m. 以下の濃度では殆んど増殖しない。水温は 18～21°C であった。

f). カルシウム Ca (Fig. 55)

カルシウム源には $CaCl_2 \cdot 2H_2O$ を用い，窒素源に用いる $Ca(NO_3)_2$ のカルシウムの影響を除くため窒素源としては KNO_3 を代用した。Fig. 55 に明らかのように 20 p.p.m. 以上の添加は増殖に効果的であり，特に 50 p.p.m. で最大密度の 10万細胞/cc に達した。10 p.p.m. の添加では増殖は可成り悪く，更に 7 p.p.m. 以下の低い濃度では殆んど増殖しない。水温は 17～20°C であった。

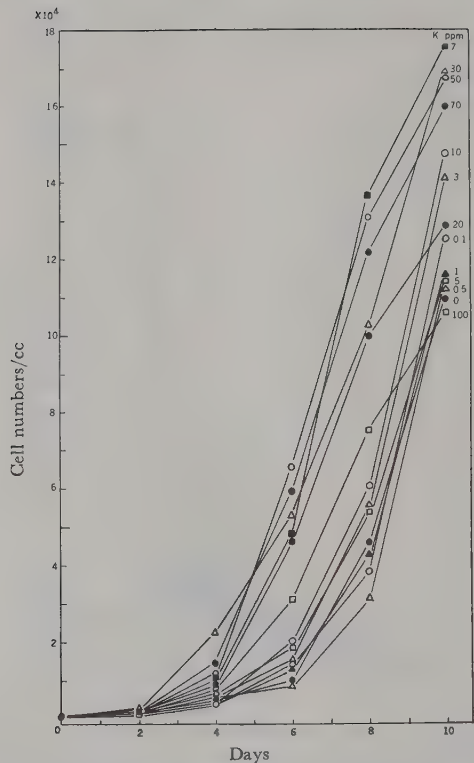


Fig. 52. Growth of *Cyclotella Meneghiniana* culture at various concentrations of potassium. W. T. 19～23°C

g). 珪 素 Si (Fig. 56)

珪酸塩は 珪藻類の増殖にとっては不可欠の要素として 従来から重要視されている。 Si 源としては Na_2SiO_3 を用いた。添加濃度は 70 p.p.m. を上限として実験を行い, その結果は Fig. 56 に示した。最大密度は 70 p.p.m. で 22万細胞/cc に達した。またそれ以下の濃度では添加量の少い程, 増殖量は低下し, 特に 1 p.p.m. 以下では著しく悪く, Si = 0 では全く増殖しなかった。水温は 18～19°C であった。

h). 鉄 Fe (Fig. 57)

鉄源としては $FeCl_3$ を用いた。添加濃度の上限は 30 p.p.m. とし, 培養液の酸性化に対しては N/10 NaOH で調整し pH = 9 とした。 Fig. 57 に明らかのように鉄の最適濃度は 1～10 p.p.m. の範囲であるが, その最大密度は 1 p.p.m. 添加で 17 万細胞/cc に達した。20, 30 p.p.m. では増殖量は可成り低下し, 更に 0.5 p.p.m. 以下の濃度では殆んど増殖しなかった。水温は 18～20°C であったた。

i). 要 約

Cyclotella Meneghiniana の増殖に対する栄養塩類の影響についての上述の実験結果は次の

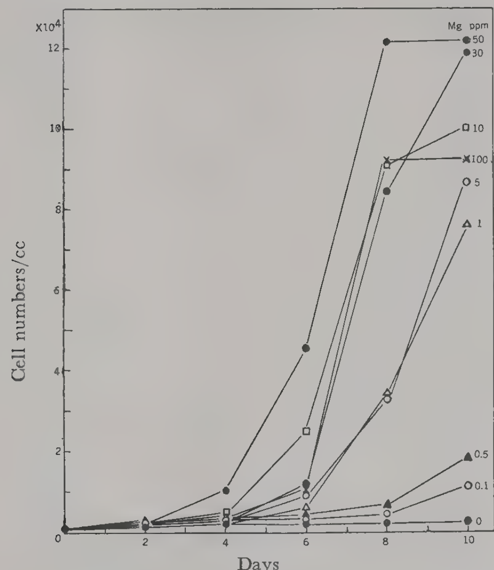


Fig. 53. Growth of *Cyclotella Meneghiniana* culture at various concentrations of magnesium. W. T. 19～23°C

ように要約できる。

i). 窒素に対しては 3 p.p.m. 以上の濃度でよく増殖し，最適濃度の巾は可成り広い。30 p.p.m. の添加が最も効果的であった。

ii). 燐の要求量の巾は狭く，0.1 p.p.m. を最適濃度として，それよりも高い濃度でも，低い濃度でも増殖は低下する。

iii). 増殖に対するカリウムの効果は顕著でなくK＝0でもよく増殖する。

iv). マグネシウムの最適濃度は 10～100 p.p.m. で，0.5 p.p.m. 以下の低い濃度では増殖しない。

v). ナトリウムは 30 p.p.m. の添加が最も効果的である。1 p.p.m. 以下の濃度では増殖しない。

vi). カルシウムの増殖に対する最適濃度は 50 p.p.m. であるが，20 p.p.m. 以上の濃度でもよく増殖する。7 p.p.m. 以下の濃度では増殖しない。

vii). 珪素の要求量は大きく，70 p.p.m. を上限とする実験では添加濃度の増加に比例して増殖量も大きくなる。

viii). 鉄の最適濃度は 1 ～ 10 p.p.m. の範囲であった。0.5 p.p.m. 以下の低い濃度では増殖しない。

4. 考　　察

植物プランクトンの増殖に対する栄養塩類の実験的研究は Ketchum (1954) も指摘しているように，その大部合は培養の簡単な種類について行われて来ている。これらの種類は培養の困難な種類とは，栄養塩要求量についても，また増殖生理の機構についても当然異なる

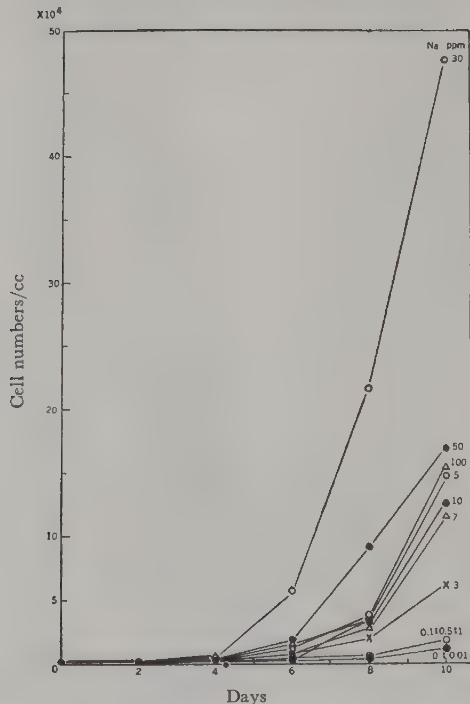


Fig. 54. Growth of *Cyclotella Meneghiniana* culture at various concentrations of sodium.
W. T. 18～21°C

ものであろう。このような見地からすれば，養鰻池の植物プランクトンの増殖生理に関する研究は，藻類相が豊富であり，複雑であるだけに特定の種類についての培養結果から全体を類推することは危険を伴うといえよう。従って養鰻池に卓越する多くの植物プランクトンの夫々の増殖生理を解明することは，植物プランクトンの増殖を目的とする水質管理の基礎を築くものとして重要であると考える。

本研究に使用した藍藻類の *Microcystis aeruginosa*, 緑藻類の，*Selenastrum gracile*, 珪藻類の *Cyclotella Meneghiniana* は三重県養鰻池に卓越し，最も重要な种類に数えられる。これらの代表的植物プランクトンについての実験結果と，従来から多くの研究者によってなされて来た植物プランクトンの増殖生理に関する研究とを比較，考察する。

1.） 窒　　素

本研究に使用した藍藻類の *Microcystis aeruginosa*, 緑藻類の *Selenastrum*, 珪藻類の *Cyclotella* の増殖と窒素濃度との関係について，窒素の各濃度における細胞密度を，最大密度に対する百分率で表すと Fig. 58 となる。この結果で明らかのように，1 p.p.m. 以下の低濃度では増殖は著しく抑制される。 *Microcystis* は 5 p.p.m. が最適濃度であるが，それ以上の濃度では増殖阻害を生じ，その最適濃度の巾が狭い。これに対して *Selenastrum, Cyclotella*

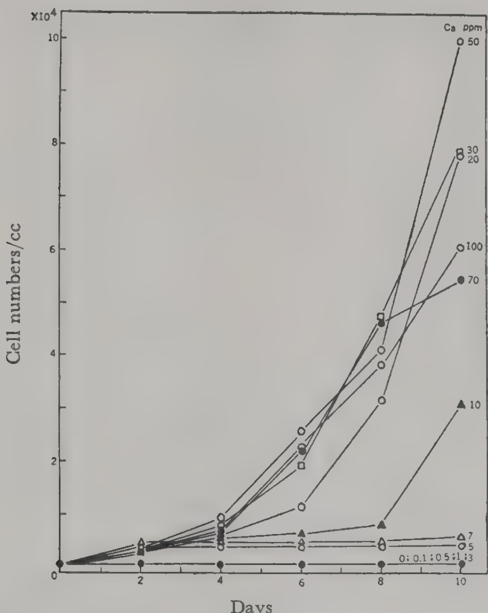


Fig. 55. Growth of *Cyclotella Meneghiniana* culture at various concentrations of calcium. W. T. 17～20°C

は最適濃度の巾が可成り広く，前者と対照的であった。RODHE (1948) は窒素は植物プランクトンの増殖のみならず，葉緑素の形成にも不可欠の要素であり，*Scenedesmus quadricauda* の実験では 5 mg/L が増殖，ならびに葉緑素形成に対する最適濃度であると述べている。更に *Ankistrodesmus falcatus* では 5 mg と 10mgN/Lの範囲では 8 日間の増殖率には差がない。また CHU (1942, 1943) は多くの植物プランクトンの純粋培養を行い，それらの増殖と無機塩類濃度との関係を論じているが，窒素については燐と共に，その要求量は植物プランクトンの種類によって大差はなく，最適濃度の範囲は 1 ～ 7 p.p.m. であり，0.2 p.p.m. 以下では増殖に影響が現われることを報告している。更に KETCHUM (1954) によれば，*Chlorella* は窒素濃度の変化に対しては耐忍の巾が広く，また海産珪藻の *Nitzschia closterium* では 0.05～0.5 mg/L の硝酸態窒素の濃度の巾では増殖率に変りがないが，0.2 mg/L 以下になると窒素の同化率は低下することを報告している。窒素に対するこのような一連の研究結果から共通して言えることは，窒素の 0.2 p.p.m. 以下の低い濃度では増殖は著しく悪いが，その最適濃度の巾は広い。このことは筆者の実験結果における 1 p.p.m. 以下で増殖が悪いこと，及び *Microcystis* を除いては 増殖に対する 最適濃度の巾が広いという結果と，その傾向は一致する。

2)．燐

燐は植物プランクトンの生産にとって不可欠の要素として前述の窒素と共に極めて重要である。*Selenastrum gracile, Cyclotella Meneghiniana, Microcystis aeruginosa* の増殖に対する

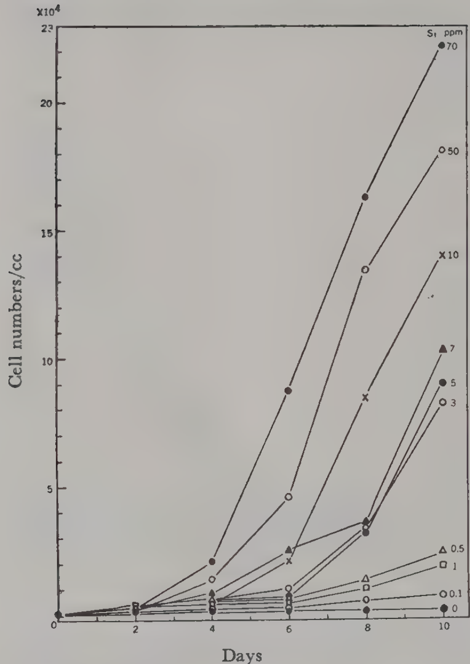


Fig. 56. Growth of *Cyclotella Meneghiniana* culture at various concentrations of silicate. W. T. 18～19°C

燐の要求量は，前項で表示したのと同様に百分率で表すと FIG. 59 となる。即ち *Selenastrum* ならびに *Cyclotella* では 0.1～0.5 p.p.m., *Microcystis* では 1 p.p.m. が最適濃度であって，それ以下及びそれ以上では抑制され，特に 10 p.p.m. 以上では著しく阻害される。この点窒素の要求量の濃度が高いのに比べ対照的である。RODHE (1948) によれば燐の要求量は植物プランクトンの種類によって違う。*Scenedesmus quadricauda* は燐以外の栄養塩が充分与えられているときには 1000 μg/L の濃度のものが最もよい結果を得る。しかし，培養液を更新して実験を続けた場合には 100 μg/L の濃度で更新しない場合の 500 μgP/L に相当する増殖量に達し，また最初の種付量を多くした場合には多量の燐が急速に消費され，燐の要求量が大きくなる結果となる。*Asterionella formosa* の実験では 2 μg/L で最大増殖量を得，50～100 μgP/L では増殖阻害となる。*Dinobryon divergens*, *Uroglena americana* では燐の要求量は低く，5～10 μgP/L の添加で増殖阻害となり，特に *Uroglena* では高濃度の添加は細胞を破壊する結果となる。*Ankistrodesmus falcatus* では 5.6 mgK_2HPO_4/L (0.9mgP/L) の濃度で最もよく増殖すること，などを明らかにした。また一方 CHU (1943) の実験結果によれば，燐に対する増殖の最適濃度の巾は珪藻類の *Nitzschia palea*, *Tabellaria flocculosa*, *Fragilaria crotonensis* では 0.2～1.8 mgP/L にあり，緑藻類の *Pediastrum Boryanum* では 0.09～1.9 mgP/L, *Staurastrum paradoxum* では 0.1～1.8 mg/L, *Botryococcus Braunii* で

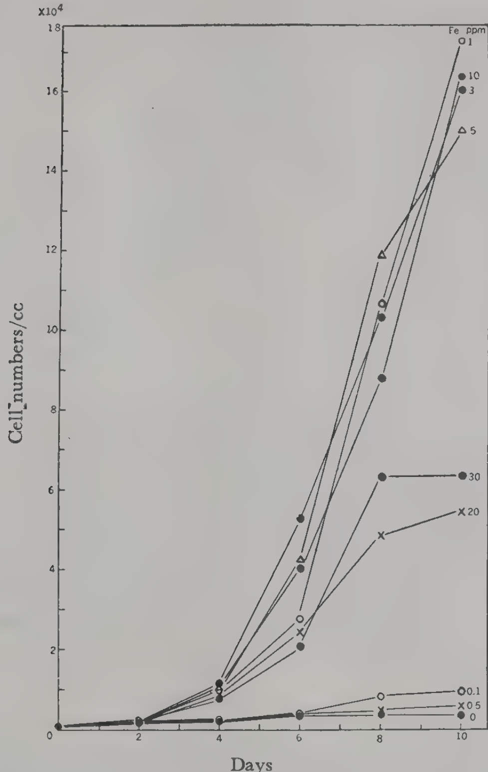


Fig. 57. Growth of *Cyclotella Meneghiniana* culture at various concentrations of iron. W. T. 18～20°C

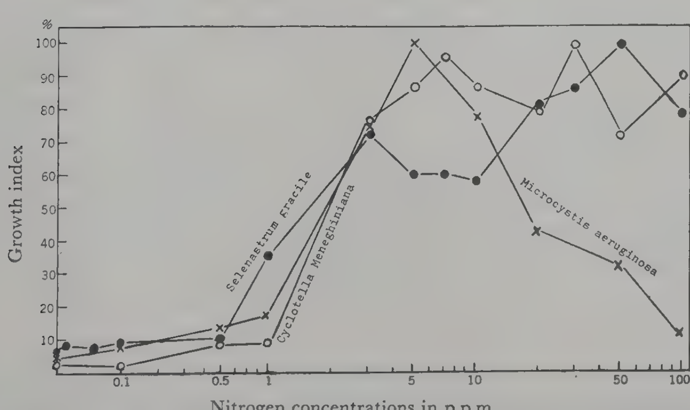


Fig. 58. Maximum growth of phytoplankters at various concentrations of nitrogen.

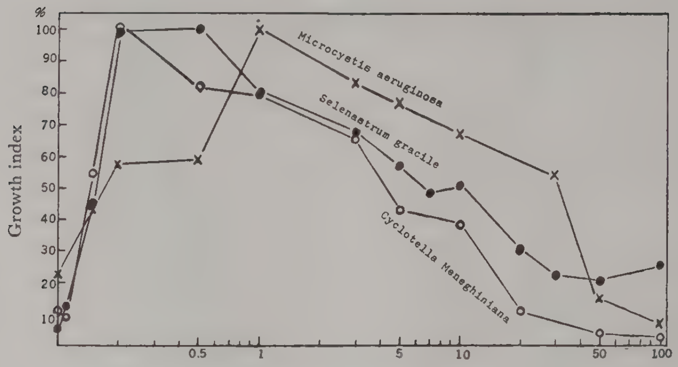


Fig. 59. Maximum growth of phytoplankters at various concentrations of phosphorus.

は 0.09～1.8 mgP/L とその最適濃度の巾は，ほぼ一致する。また，これらの実験に用いる窒素源としてアンモニウム塩でなく，硝酸塩を使用した場合は最適濃度の上限は常に高い所にあることを明らかにした。更に Gerloff ら (1950) は藍藻類の *Coccochloris peniocystis* は 0.45 mgP/L の濃度で最大増殖率を示し，5.4 mgP/L の濃度でも阻害のないことを報告した。これらの研究結果を総括すると，燐に対する増殖の最適濃度の巾は，ほぼ一致しているといえよう。

3)．カリウム，ナトリウム

Ketchum (1954) によれば Na，K の両者の植物プランクトンの増殖に対する最適濃度は，はっきりしないと述べている。然し Bold (1942) はKは緑藻にとっては置き換えることの出来ない重要なものであることを強調しており，一方藍藻については Emerson and Lewin (1941) は *Chroococcus* sp. の培養には Na と Ca がないと増殖しない。Kについては 1 p.p.m. の添加で増殖に効果があることを報告し，更に Allen (1952) は *Synechococcus Cedrorum* の光合成に関する研究からK，Na は藍藻の増殖にとって不可欠の要素であり，また *Anabaena* では Na は増殖にとって重要な要素で 5 p.p.m. 或はそれ以上を必要とすることを報告した (Allen et al 1955)。このことは *Microcystis aeruginosa* の実験結果とも一致し，特にKの要求量が 700～1500 p.p.m. と著しく大きいことは注目すべきであろう。一方緑藻類の *Selenastrum* はK，Na ともにその増殖に対する効果は顕著でなく，添加しないでもよく増殖するが，珪藻類の *Cyclotella* では Na の低濃度では殆んど増殖せず 30 p.p.m. が最適濃度で Na の効果は顕著であるがKの効果は顕著でない。Chu (1943) がKの濃度に対する要求量が低いと述べている点と一致する。従って植物プランクトンの増殖に対する Na，Kの効果は種類によって可成り異なるものといえよう。

4)．マグネシウム，カルシウム

マグネシウム，カルシウムの濃度が特に増殖に影響を及ぼすものは珪藻類の *Cyclotella Meneghiniana* で，Ca 対しては 30 p.p.m. 以上の高い濃度が増殖にとって最適であり，50 p.p.m. で最大を示した。7 p.p.m. 以下の低濃度では殆んど増殖しない。Mg の場合は，Ca

ほど顕著でないが，その傾向は類似し 0.5 p.p.m.Mg 以下の低濃度では増殖は著しく悪い。PATRICK (1948) によれば Ca は珪藻の栄養源として重要な要素の一つであるが，その役割については不明である。種々のイオンの過剰による害作用を中和し，打消す働きとしても Ca は重要な働きをすることを述べている。緑藻類の *Selenastrum gracile* では Ca＝0 では増殖が著しく悪いが 0.01 p.p.m. 以上の濃度では顕著な差はない。また *Microcystis* についても同じ傾向を示す。CHU (1943) は Ca，Mg の最適濃度は Na，K，SiO_2 と同様，種類によって異なる。*Pediastrum, Botryococcus* に対しては Ca，Mg の低い濃度でもよく増殖し，珪藻は高い濃度で増殖することを述べ，更に RODHE (1948) は *Ankistrodesmus falcatus* は 1～50 mgMg/L が最適濃度であること，GERLOFF ら (1950) は藍藻類の *Coccochloris peniocystis* の増殖には Ca は不必要であること，KETCHUM (1954) によれば *Chlorella* にとっては Ca，Mg は主要栄養源でないこと，など多くの報告に見られるように種類によって可成り差があるようである。

5). 鉄

鉄は植物プランクトンの増殖にとって最も重要な要因の一つとされている。培養液がアルカリ性の時は鉄の溶解度は非常に低いといわれ，(KRAUSS 1958)，また 6 mg/L 以上の濃度になると水酸化鉄の沈澱を生じ，この欠点を補うためにはクエン酸の添加によって安定性が得られ，クエン酸鉄とクエン酸の等量用いることを RODHE (1948) は推奨している。本研究にはクエン酸鉄の純度の明瞭な試薬が得られなかった為，$FeCl_3$ を使用した。その結果，前述のように *Selenastrum* では鉄の効果は顕著でないが，*Cyclotella, Microcystis* では 1 p.p.m. Fe 以上で増殖に著しい効果があり，最適濃度の巾が広いが，高濃度における鉄の有効性については更に検討の余地があるものと思う。

6). 珪　酸　塩

珪藻の増殖と珪酸塩との間には密接な関係があって，珪藻殻の形成に珪素が不可欠であることは従来から広く知られている。CHU (1943) は数種の珪藻についての実験結果から，珪藻の増殖に対する珪酸塩の最適濃度を次のように纏めている。*Nitzschia palea* では 9.8～39 p.p.m. SiO_2 が最適濃度であり，196 p.p.m. では増殖阻害となる。また 0.4 p.p.m. では増殖しない。一方 *Fragilaria crotonensis* では 19.6～39 p.p.m., *Asterionella formosa* では 9.8～19.6 p.p.m., *Tabellaria flocculosa* では 2～19.6 p.p.m. を夫々最適濃度とし，珪藻以外のものには珪酸塩は不必要であると述べ，RODHE (1948) の *Scenedesmus, Ankistrodesmus* についての実験では Na_2SiO_3 20 p.p.m. の添加は増殖がよいが，これは SiO_2 の効果ではなくて Na_2SiO_3 の添加によって培養液が幾分アルカリ性に傾き，このことが緑藻の増殖に好適条件となったのに原因すると結論づけている。本研究に用いた *Selenastrum* の場合でも，増殖に対する珪酸塩の効果は認められないのに対し，珪藻類の *Cyclotella Meneghiniana* では 70 p.p.m. Si 以下の範囲では添加量の多い程，増殖もよく，1 p.p.m. 以下の低濃度では殆んど増殖せず，珪藻にとっては珪酸塩は重要な要因であることは明らかである。

7). 微　量　要　素

植物プランクトンの培養には，単なる無機塩類のみから構成された培養液では充分な増殖が望めないため，PRINGSHEIM (1949) は soil extract を用いることが重要であることを明らかにしている。また高等植物の培養に用いた ARNON (1938) の微量要素は多くの植物プ

ランクトンの培養にも不可欠の要素として用いられている。然しこれらの微量要素の適量範囲は狭く，多量の添加は増殖にとって害作用がある。本研究結果では *Cyclotella* については効果はなく，*Selenastrum* についても殆んど効果は認められず，A_5 microelement 5 cc/Lの添加はむしろ増殖阻害の結果となった。一方藍藻類の *Microcystis* では soil extract は不可欠の要素として重要である。Soil extract を加えない場合は増殖は望めないが，この Soil extract の如何なる成分が有効であるかは，更に詳細な研究に待たなければならない。

III). *Microcystis aeruginosa* の増殖に対する水温の影響

Microcystis の盛衰は基本的には水温の高低と一致し，その出現時期は水温 18°C 以上であって（稲葉 1958），初夏から秋にわたり卓越するが（佐野 1959），「水の華」を形成している時の水温は28°C～30°Cであること（渡辺 1956）などが従来の野外調査から明らかにされている。然しながら *Microcystis* の増殖に対する適温についての実験的研究は，培養が困難であったために行われていない。筆者は *Microcystis aeruginosa* の純粋培養を行い，増殖に対する水温の影響についての実験的研究を行った。

実験は 1960 年 2 月 13～3 月 2 日 にわたって 行った。培養には 4 個の恒温槽を使用し，17°C，23°C，28°C，36°Cに保ち，更に室温で培養したもの（12～15°C）を最低水温とし，水温を 5 段階に分けて実験を行った。培養液は Detmer の改良液，光源，培養容器，定量

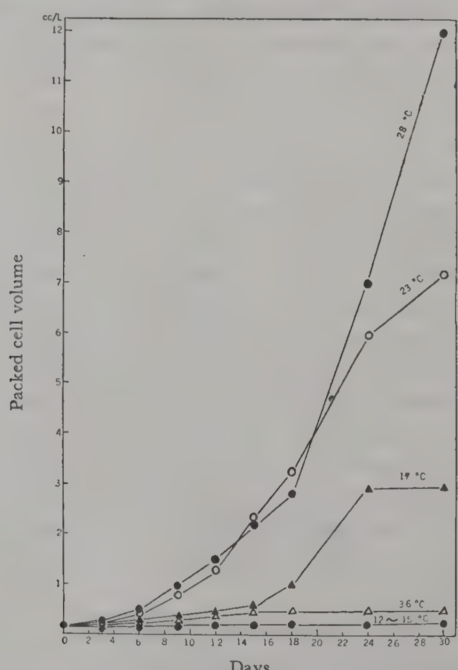


Fig. 60. The effect of temperature upon the growth of *Microcystis aeruginosa*.

法などは凡て前項Ⅳ—Ⅰ)—2. に述べたと同じである。実験結果は FIG. 60 に示した。

室温培養（12〜15°C）では多少増殖の傾向が見られたが，培養液が *Microcystis* の増殖によって緑色を呈するに至らず，比較的大型の Colony が沈澱した。

17°Cでは *Microcystis*, は2週間後頃から増殖が始まり，藻種は水面に浮上し層状になるのが観察された。培養24日後には 2.90 cc/L に達し，それ以降，増殖は停止した。

23°C では *Microcystis* は7日後から著しく増殖し，増殖初期には藻種は上層部に浮上し層状となるが，培養後期には培養液全体に分散し，且つ鮮かな緑色を呈した。

28°C では 23°C と同様，7日後から著しく増殖し始めた。20日後までの増殖速度は 23°C と大差ないが，その後の増殖速度は 23°C の場合より大きく，30日後には最大 12.00cc/L に達し，培養液は著しい深緑色を呈した。

36°Cでは実験初期には他と同様に増殖の傾向が観察されたが7日以降増殖は停止し，その後は大型のブロックとなって器底に沈降し，遂には黄変した。

以上の実験結果から *Microcystis aeruginosa* の増殖に対する適温は23°Cと28°Cであるが，保存培養は常に 30〜32°C の水温で行っており，また前項の増殖に対する塩分の影響の実験は30±1.5°Cの水温条件で行われたものである。一方17°Cの実験でも幾分増殖することから *Microcystis aeruginosa* の増殖適温は20°C〜30°Cの範囲と考えられる。これらの実験結果は，三重県養鰻池における *Microcystis aeruginosa* の出現が5月乃至6月の池水の水温が 20°C 以上であるとの野外調査の結果と一致する。然しながら実際の養鰻池においては *Microcystis* にとって好適の水温条件に達しても，その出現時期は池によって異なり，水温が 30°C に達する盛夏に出現する場合もある。一方衰退，消滅の時期も池水の塩分の変化量が *Microcystis* の増殖を抑制する程の高鹹になった場合は盛夏であっても衰退，消滅が急速に進むが（伊藤・岩井1960 b)，そうでない場合は10月下旬乃至12月中旬まで持続し，水温の低下に伴って次第に消滅し，急激に消滅することはない。

V 総 合 考 察

植物プランクトンの増殖生理から見た養鰻池

1. 塩 分

汽水養鰻池における植物プランクトンの野外調査の結果，池水の塩分は植物プランクトンの分布，季節的消長に影響を及ぼす重要な要因であり，Cl 5‰以下の低鹹養鰻池では藻類相は豊富で，植物プランクトン群集は複雑となり，夏期には著しい「水の華」を作ることを明らかにした。このことは養鰻池の植物プランクトンの主要構成種である藍藻，緑藻類の大部分は淡水産種であって，増殖に対する塩分の影響についての培養実験で明らかのように，藍藻，緑藻類は淡水乃至低塩分でよく増殖するが，塩分が高くなると著しく抑制され，塩分に対する耐忍性に乏しいこと，また一方，形態・群体形成に及ぼす塩分の影響についての実験結果から，淡水産緑藻類の *Scenedesmus tetradesmiformis* は Cl 5‰以下の低塩分では細胞形態は正常形のものが多く，群体形成も4細胞群体が主成分となるが，Cl 5‰以上では細胞は大形乃至異形が多くなり，群体を形成しないことから，Cl 5‰以下の低塩分が適切な環境条件であると考えられ，これらの傾向は野外調査の結果と一致している。

また淡水産 *Selenastrum gracile* は養鰻池では Cl 8‰まで分布し，特にCl 3～7‰の高鹹養鰻池で量的に卓越しているが，本種がこのように高鹹域まで分布し，量的にも卓越することは，増殖・形態に及ぼす塩分の影響についての実験から高塩分への適応性が強いこと，細胞形態，群体形成が Cl 7‰までは正常形のものが多く Cl 9‰以上で異形となることによって説明される。高鹹養鰻池の植物プランクトン群集が，持続性種で，“micron algae” のみの単調な組成となることは，その代表種の一つである本種が塩分に対する適応性が強いという実験結果で明らかのように，塩分に対する耐忍性の強い種類のみの組成となるためであると考えられる。

2. 栄養塩類

前述のように植物プランクトンの増殖にとって塩分は重要な要因の一つであり，塩分濃度が高い場合には増殖に可成りの影響を及ぼす。また植物プランクトンが無機塩類を栄養源として増殖することから，その生態環境である養鰻池水の栄養塩類は植物プランクトンの増殖と不可分の関係にあるといえよう。

養鰻池における栄養塩類の季節的変化については別項で明らかにしたが，天然湖沼における栄養塩含有量と比較して著しく大きいのが通常である。このことは給餌による多量の有機物の添加，魚類の排泄物，泥等が多分に影響しているものと思われる。また筆者らの実験的研究（伊藤・岩井 1956）でも明らかのように 養鰻池の動物プランクトン，特に 輪虫類の異常増殖によって起る「水変り」では，その後，輪虫類の死滅，分解によって溶出する栄養塩類は著しく多くなり，実際の養鰻池における「水変り」前後の栄養塩類の変化とよく一致する。これら動物プランクトンの死滅，分解によって溶出する栄養塩類は，植物プランクトンの栄養源として重要であろう。吉村（1939）は植物プランクトンの「水の華」を作る湖水の大部分は $N>0.2\,mg/L$ であることを明らかにしているが，養鰻池の主要植物プランクトンの増殖に対する各種栄養塩濃度の要求量と，実際の養鰻池における栄養塩類の含有量，季節的変化の実態等とを比較検討すると，ウナギ養殖期である春から秋にかけての栄養塩含有量は，植物プランクトンの増殖に対する制限要因となるとは考えられない。従来養鰻池の「水変り」が栄養塩類の欠乏に基く植物プランクトンの枯死に起因するとの立場は，養鰻池については妥当であるとは考えられない。植物プランクトンの消長は，三重県養鰻池では栄養塩以上に塩分，ならびに他の要因によって支配される場合が多いように思われる。

3. 「水変り」と植物プランクトン

植物プランクトン，特に nannoplankton と動物プランクトンの季節的消長については或る程度まで深い関係があり，特に輪虫類と植物プランクトンの消長関係は可成り密接である（上野 1935）。PENNINGTON (1941) は輪虫類の *Brachionus para* と *Daphinia pulex* の捕食実験を行い，植物プランクトンの *Diogenes rotundus* はこれらの動物プランクトンの捕食によって急速に減少し，その時に酸素量の著しい減少を伴う。また動物プランクトンの死滅後は再び植物プランクトンは増加する。これらの実験結果から plankton feeding animal は植物プランクトンの季節的消長に重要な関係をもつことを明らかにした。

養鰻池のプランクトンに関する稲葉（1934），稲葉・清水（1936），稲葉俊（1937，1938）らの研究は「水変り」前後を中心に行い，「水変り」時には植物プランクトンが著しく減少

し，動物プランクトン，特に輪虫類が顕著に増加して，その占める割合が大きくなり，プランクトンの組成に著しい変化の生ずることを明らかにした。三重県養鰻池においてもK-2，O-2，S-2池の各池とも5～6月に植物プランクトン相に著しい変化の見られるのはFIGS. 8，9，10，11に明らかである。この現象はK-2，O-2池のように池水の塩分の高い1955年度が1956年度よりも顕著であり，またS-2池のように塩分の年変動も少く，低鹹で安定している池では，その傾向は顕著ではない。この時期は「水変り」の時期であって養殖魚に可成りの被害を生じている。伊藤・岩井（1958 a，1958 b）はK-2，O-2，M-2池を含む養鰻池群における1955，1956両年度の継続観測の結果，「水変り」時には植物プランクトンが著しく減少し，輪虫類が大増殖することを明らかにし，更に実験的研究（伊藤1955 a）によって，輪虫類が大増殖し，植物プランクトンを食い潰すことが「水変り」の直接原因であることを明らかにした。また輪虫類の増殖は餌料としての植物プランクトンの量，植物プランクトンの大きさの組成，水温などに支配され，高温で小型の植物プランクトンが卓越する池ほど，輪虫の増殖速度と増殖量が大きくなることを明らかにした（伊藤 1957 b，伊藤・岩井 1957，1958 b)。これらの研究結果から，養鰻池における植物プランクトンの消長を支配する要因として輪虫類による捕食は無視出来ない重要なものと思われる。前述のように高鹹養鰻池（1955年K-2，O-2池）における植物プランクトンの季節的消長の変動が大きく，且つ安定性を欠くのは "micronalgae" が卓越し，単調で輪虫類による捕食作用が大きく影響しているためであろう。しかしながら1958年S-2池に見られるように，大型植物プランクトンに属する藍藻類の *Phormidium tenue* が5月中旬に急激に消滅し「水変り」を起した。この際には輪虫類の異常増殖は伴はないが，前述のK-2，O-2池の同時期と同じように植物プランクトン相に変化を来す。従って輪虫類の異常増殖の有無，池水の塩分の高低にかかわらず，春から初夏にかけて植物プランクトン相の変化する時期があり，その際の植物プランクトン相，ならびに動物プランクトン，特に輪虫類の動き如何によって養殖魚の被害程度も異なるものと考えられる。輪虫類の異常増殖によって「水変り」を起し，植物プランクトンが消滅，或は著しく減少した時には例外なく珪藻類の *Chaetoceros similis* が大増殖をし，次いで緑藻類の *Micractinium pusillum* が増殖，更に *Pyramidomonas inconstans*，種名不詳の Monas などが出現する場合もある。特に *Chaetoceros similis* の増殖は顕著であって「水変り」の回復の指標種とも考えられる種類である。これらの種類が衰退，消滅後は温水性のプランクトン植物が出現するが，その群集構造は池水の塩分によって異なり，高鹹養鰻池では単調で，しかも変動が大きく，安定性を欠くのに対し，低鹹養鰻池では藻類相が豊富で藍藻類を主体とした著しい「水の華」を作り，群集構造は複雑化する傾向がある。

ウナギ養殖が植物プランクトンを主体とした池水条件に依存されることから，植物プランクトンの増殖を目的とした池水管理は応用的見地から極めて重要な問題である。

前述のように汽水養鰻池における植物プランクトンの増殖を支配する要因としては，栄養塩以上に池水の塩分が重要であり，低鹹養鰻池ほど植物プランクトン相は豊富となり，大きさの組成も複雑となって季節的な変動も小さく，池水は安定化する。また汽水養鰻池の植物プランクトンの消長を支配する要因としては，動物プランクトン，特に輪虫類による捕食が重要である。従って輪虫類の捕食限界以上の大型プランクトン植物の増殖を促すため，更に「水変り」の直接原因となる汽水産輪虫類の *Brachionus plicatilis* が高鹹養鰻池（Cl 3～9

‰）でよく増殖すること（伊藤 1956）から，これらの増殖を抑制し，その捕食による植物プランクトンの消滅を防ぎ，「水変り」を軽減する上からも池水の塩分を出来るだけ低く保つよう管理の重点をおくことが先ず肝要である。

VI 摘 要

本研究は三重県に広く分布している汽水性養鰻池における植物プランクトンの生理生態を明らかにし，池水管理方式の基礎資料を得んとする研究である。まず，その種類，季節的消長を明らかにし，更に主要植物プランクトンの純粋培養による材料により，増殖を支配する要因解析を行ったものである。

I). 養鰻池における植物プランクトンの構成と分布

1. 三重県養鰻池の大部分は海岸近くにあり，北は伊曽島から南は穴川にわたり広く分布している。中心地域は城南，川越，楠，津，香良州，松阪地方である。

2. これらの養鰻池は例外なく塩分を含み，汽水に属し，その最小は Cl 0.23‰，最大は 12.94‰である。多くの養鰻池は Cl 1～2‰であって，それらは全体の 40% を占めていた (Fig. 1)。

3. 1953年9月から1954年12月にわたり，これらの汽水性養魚池（228池）をしらべ，植物プランクトン相，その構成員各種の分布と塩分との関係，プランクトン植物相内における各藻類細胞の大きさと塩分との関係などを明らかにした。

4. 確認できたプランクトン植物は藍藻類20種，緑藻類56種，珪藻類110種である。これらの中，藍藻類，緑藻類は主として淡水種から構成され，珪藻類は好鹹性種が大半を占めていた。

5. 植物プランクトンの塩分に対する分布限界は，藍藻類，緑藻類の大部分は池水の塩分 Cl 5‰を上限とし，一部の種類は Cl 9‰まで分布する (Fig. 2)。珪藻類の塩分に対する分布限界は明瞭ではない (Fig. 3)。

6. 池水の塩分 Cl 5‰ 以下の低鹹養鰻池の藻類相構成種は豊富であって，細胞の大きさの組成も複雑である。その代表的な種は *Microcystis aeruginosa*, *Chroococcus dispersus*, *Merismopedia tenuissima*, *Coelosphaerium Kuetzingianum*, *Phormidium tenue*, *Oscillatoria tenuis*, *Chroococcus limneticus*, *Synechococcus* sp., *Selenastrum gracile* などである。一方高鹹養鰻池では，藻類相は極めて単調であって "micron algae" が主成分となる。代表的な種は *Chroococcus dispersus*, *Synechococcus* sp., *Selenastrum gracile* である。これらの結果から，池水の塩分濃度は植物プランクトンの組成，分布を決定する重要な要因であることが明らかである。

7. 植物プランクトンの中，藍藻類，緑藻類は属，種数，量ともに養殖実施中の養鰻池が多い。これに反し，養鰻池以外の汽水性天然池では，緑藻類，藍藻類は種数，量ともに少ない。また珪藻類は養殖実施中の養鰻池では種数，量ともに少ないが，天然池では種は多いが，量は少ない。

II). 養鰻池における植物プランクトンの季節的消長

1955年から1959年にわたり，池水の塩分濃度の異なる4養鰻池（K-2池 Cl 2～7‰，O-2

池 Cl 2～5‰，M-2池 Cl 2～3‰，S-2池 Cl 2～3‰）において，1年乃至3年にわたって植物プランクトンの季節的消長，および水質の季節的変化を研究した。

1. 藍藻類の *Chroococcus dispersus*, *Synechococcus* sp., *Phormidium tenue*, 緑藻類の *Selenastrum gracile*, 珪藻類の *Cyclotella glomerata*, *C. Meneghiniana* は持続性種であって，周年，量的に卓越し，養鰻池では重要な植物プランクトンである。

2. 夏期には藻類相は豊富となる。特に，藍藻類の現存量は大きく，その代表的な種は *Microcystis aeruginosa*, *Merismopedia tenuissima*, *M. punctata*, *Chroococcus limneticus*, *C. minutus*, *Coelosphaerium Kuetzingianum* などである。緑藻類は Scenedesmaceae, Oöcystaceae, Micractiniaceae および *Dictyosphaerium*, *Coelastrum* などが出現し，藻類相は豊富となるが，量的には少ない。珪藻類では一時的に *Chaetoceros similis* が出現する以外には顕著な変化はない。

3. 冬期は珪藻類の *Chaetoceros Muelleri* で代表される場合が多く，また前述の持続性種である *Chroococcus dispersus*, *Synechococcus* sp., *Selenastrum gracile* などが混在する場合もあるが，冬期の植物プランクトン群集は比較的単調である。

4. 特定の時期に一時的に出現する短命種としては，珪藻類の *Chaetoceros similis* 緑藻類の *Micractinium pusillum*, *Pyramidomonas inconstans*, 種名不詳の Monas などがある。これらは主として「水変り」後に大増殖を来たし，「水変り」回復の指標種となし得る。

5. 養鰻池の植物プランクトン相は，季節的には，(1)春から初夏と，(2)秋から冬にわたる時季との2期に著しい変化が見られる。これは冷水性種と温水性種の入れ替る時期と考えられるが，春から初夏にかけての変化は顕著で，この時期は「水変り」による養殖魚にかなりの被害が生ずる時期と一致する。秋から冬にかけての変化は急激に進行することは少ない。

6. 池水の塩分濃度と植物プランクトンの季節的消長，並びに年変動とには密接な関係がある。高鹹養鰻池（K-2池 Cl 5～7‰，O-2池 Cl 4～5‰，1955年）では藻類相は単調で，しかも変動が大きい。これに対して，低鹹養鰻池（S-2池 Cl 2～3‰，M-2池 Cl 2～3‰，K-2・O-2池の1956年，Cl 2～3‰）では，藻類相は豊富であり，特に温水期の8月～10月にかけて藍藻類の現存量は大きく，変動は小さい。またK-2，O-2池のように塩分の年変動が大きく，高鹹から低鹹化した場合には藻類相は豊富となるが，低鹹で塩分の年変動の少ないS-2池ほど豊富ではない。

7. 養鰻池の栄養塩類は，春から初夏にかけての「水変り」後に著しく増加する。また，M-2池のように「水変り」が9月以降に起きた場合には，その後に栄養塩類の顕著な増加が見られ，「水変り」と密接な関係がある。また，多量の給餌，魚類の排泄物，底泥の有機物なども加わり，年間を通じての池水の栄養度は一般湖沼に比べて著しく高い。特に NH_4-N, PO_4-P の季節変化が顕著で，その最大は NH_4-N では 5 mg/L，PO_4-P は 2 mg/L に達する場合もある。アルカリ度はウナギ養殖の進むに従って大きくなる傾向を示した。

8. 養鰻池の「水変り」時に起る植物プランクトンの著しい減少は，輪虫類の捕食が原因と思われる。塩分濃度の高い池で，植物プランクトンの変動が大きいのは "micron algae" がその主成分で，捕食による影響が大きいためと思われる。従って養鰻池における植物プランクトンの現存量の制限要因として，輪虫類による捕食は無視出来ない重要性を持つ。

9. 養鰻池の植物プランクトン群集の季節的変化の系列は，池水の塩分濃度の違いによっ

て下記の6型に類型化できる。

A型：*Chroococcus dispersus* (or *Synechococcus* sp.)→*Microcystis aeruginosa*→*Merismopedia tenuissima* → *Chaetoceros Muelleri*

B型：*Phormidium tenue* → *Nitzschia closterium* → *Microcystis aeruginosa* → *Chaetoceros Muelleri*

C型：*Chroococcus dispersus* → *Microcystis aeruginosa*→*Euglena* sp. → *Chaetoceros Muelleri*

D型：*Chroocous dispersus* → Monas → *Chaetoceros similis* → *Merismopedia tenuissima* → *Chroococcus dispersus*

E型：*Chroococcus dispersus*→*Chaetoceros similis*→*Micractinium pusillum*→*Euglena* sp.→ *Scenedesmus tetradesmiformis*

F型：*Chroococcus dispersus* → *Synechococcus* sp. → *Merismopedia tenuissima* → *Chroococcus dispersus*→*Chaetoceros Muelleri*

これらの季節遷移は低鹹養鰻池（A型，Cl 2～3‰）および高鹹養鰻池（F型，Cl 5～7‰）の2つの遷移系列を基本とし，他の4系列（B，C，D，E型）は「水変り」の程度，時期によって変形したものと考える（Fig. 12）。

III). 植物プランクトンの増殖に関する実験的研究

汽水養鰻池における植物プランクトンの分布，季節的消長に関する野外での研究結果を解釈するために，養鰻池の主要植物プランクトンの純粋培養を行い，それらを材料として，その増殖に及ぼす塩分，栄養塩類，水温の影響について実験的研究を行った。

1. 植物プランクトンの増殖，並びに形態に対する塩分濃度の影響

主要プランクトン植物である藍藻類の *Microcystis aeruginosa*, 緑藻類の *Selenastrum gracile*, *Scenedesmus tetradesmiformis*, *Chlorella vulgaris*, 汽水性の *Chlamydomonas* sp. ならびに海産の *Chlamydomonas* sp. 珪藻類の *Cyclotella Meneghiniana*, *Chaetoceros Muelleri*, *Navicula seminulum* の9種の純粋培養を行い，その増殖ならびに形態に対する塩分の影響について実験を施した。その結果は次の通りである。

1). 藍藻類の *Microcystis aeruginosa* は Cl 0.1‰での増殖量が最も大きく，塩分濃度の増加に伴って増殖量は著しく低下する。この傾向は野外における研究結果と一致する（Figs. 4，13，32）。

2). 緑藻類の中，*Selenastrum gracile, Scenedesmus tetradesmiformis, Chlorella vulgaris* は淡水，乃至 Cl 0.1‰でよく増殖し，塩分濃度の増加に伴って増殖は著しく抑制され，*Microcystis aeruginosa* と共に塩分に耐える幅は狭い。汽水性の *Chlamydomonas* sp. は Cl 3‰で最もよく増殖し，海産の *Chlamydomonas* sp. は Cl 15‰で最もよく増殖するが，ともに塩分に耐える幅は広い（Figs. 14，15，16，17，18）。

3). 珪藻類の *Cyclotella Meneghiniana, Chaetoceros Muelleri, Navicula seminulum* の3種の増殖可能な塩分範囲はかなり広く，緑藻類と対照的である。これらの実験結果は三重県養鰻池の植物プランクトンの分布と塩分の関係についての野外における研究結果と一致する（Figs. 19，20，21）。

4). 淡水産緑藻類の *Selenastrum gracile, Scenedesmus tetradesmiformis* の2種について塩

分変化に対する適応性を研究した結果，*Selenastrum gracile* は Cl 7 ‰まで増殖可能で，塩分変化に対する適応現象が見られた。この結果は，本種の塩分に対する分布上限が Cl 7 ‰であるとの野外における研究結果を裏付けるものであろう。*Scenedesmus tetradesmiformis* は塩分に対する適応現象は見られなかった（Figs. 22，23)。

5)．緑藻類の *Selenastrum gracile*, *Scenedesmus tetradesmiformis* の2種の形態に及ぼす塩分の影響は顕著であった。Cl 3 ‰以下の低塩分では両種とも細胞は正常形であるが，高塩分では大形細胞，或は異形細胞が多くなる。しかし，高塩分濃度の培養で形成されたこれらの大形乃至異形細胞の藻種を低塩分の培養液に移した場合，細胞形態は正常形となり，よく増殖する。従って大形乃至異形細胞は増殖力を保持していると見られる（Figs. 24，25，26，27，28，29)。

6)．*Scenedesmus tetradesmiformis* の群体形成に及ぼす塩分の影響は顕著で，Cl 3 ‰以下の低塩分では4乃至8細胞の群体が卓越して多いが，塩分が高い程，群体形成は悪く，単細胞になる傾向がある。また高塩分濃度の培養で形成された単細胞の藻種を低塩分の培養液に移した場合，群体形成は4乃至8細胞となり，従って単細胞の藻種は群体形成力を保持しているものと見られる（Figs. 27，30，31)。

2. 植物プランクトンの増殖に対する栄養塩類の影響（Figs. 35～59)

養鰻池の優占種である藍藻類の *Microcystis aeruginosa*, 緑藻類の *Selenastrum gracile*, 珪藻類の *Cyclotella Meneghiniana* の純粋培養を行い，それらを用いてその増殖に対する各種栄養塩類の効果について実験を行った。3種類の藻種に対する9種の栄養塩類の増殖に対する好適濃度は次表の通りである。

Elements	Suitable concentrations for the growth of the algae, in p.p.m.					
	Microcystis aeruginosa		*Selenastrum gracile*		*Cyclotella Meneghiniana*	
N	3 ～ 10	(5)*	3 ～ 100	(50)*	3 ～ 100	(30)*
P	0.1 ～ 10	(1)*	0.5 ～ 3		0.1 ～ 1	(0.1)*
K	700 ～ 1500		7 ～ 30	(7)*	—	
Na	—		—		30	
Ca	—		0.01 ～ 100	(5)*	20 ～ 50	(50)*
Mg	—		5 ～ 20		10 ～ 100	(50)*
Fe	1 ～ 5	(3)*	1 ～ 10	(10)*	1 ～ 10	
Si	—		—		10 ～ 70	
minor element	1～10% soil extract	(3)*	—		—	

* Optimum concentrations

養鰻池は投餌集約養魚の性格から，池水の栄養塩濃度は一般湖沼に比べて著しく高く，実際の池水の栄養塩濃度，並びにその季節的変化と，上述の3種の藻類の増殖生理からみて，栄養塩濃度が養鰻池の植物プランクトンの増殖に対する制限要因になるとは考えられない。

3. *Microcystis aeruginosa* の増殖に対する水温の影響について実験した結果，適温は20～30°Cであることが明らかとなった。このことは野外において，出現時期が5月から10月に至る水温が20°C以上の温水期に限られるという野外研究の結果と一致する。

IV). 以上の野外での研究，並に培養による実験的研究結果から，汽水養鰻池における植物プランクトンの構成，分布，季節的消長並に増殖に対する制限要因として，池水の塩分濃度が最も重要である。従って植物プランクトンの増殖を目的とした池水の管理は，塩分を出来るだけ低く保つことに重点を置くことが肝要である。このことは輪虫類の捕食作用による「水変り」に対しては，捕食限界以上の大形プランクトン植物の増殖を促し，「水変り」を軽減する上からも重要である。

文　献

Allen, M. B., 1952. The cultivation of Mixophyceae. Arch. f. Microbiol., **17** : 35–53.

Allen, M. B. et al., 1955. Studies on nitrogen-fixing blue green algae. II. The sodium requirement of Anabaena cyrindrica. Physiol. Plant., **8** : 653–660.

Allen, M. B., 1956. The effect of salinity and of mineral nutrition on the metabolism of *Platymonas*. Plant Physiol., **31** : Suppl.

Arnon, D. I., 1938. Microelements in culture solution experiments with higher plant. Amer. J. Bot., **25** : 322–325.

Bold, H. C., 1942. The cultivation of algae. Bot. Rev., **8** : 68–138.

Braarud, T., 1951. Salinity as an ecological factor in marine phytoplankton. Physiol. Plant., **4** : 28–34.

Chu, S. P., 1942. The influence of the mineral composition of the medium on the growth of planktonic algae. I. Methods and culture media. J. of Ecol., **30** : 284–325.

————, 1943. The influence of the mineral composition of the medium on the growth of planktonic algae. II. The influence of the concentration of nitrogen and phosphate phosphorus. Ibid., **31** : 109–148.

Emerson, R. and Lewis, C. M., 1941. The photosynthetic efficiency of phycocyanin in Chroococcus and the problem of carotinoid participation in photosynthesis. J. Gen. Physiol., **25** : 579.

Flint, F. A., 1950. An investigation of the distribution in time and space of the algae of a British water reservior. Hydrobiol., **2** : 217–240.

Gessner, V. F., 1937. Hydrographi und Hydrobiologie der Brackwässer Rügens und das Drasz. Kieler Meersforsch., **11** : 1–79.

Gerloff, G. C., et al., 1950. The mineral nutrition of Coccochloris peniocystis. Amer. J. Bot., **37** : 835–840.

————, 1952. The mineral nutrition of Microcystis aeruginosa. Amer. J. Bot., **39** : 26–32.

George, E. A., 1957. A note on Stichococcus bacillaris Nage and some species of Chlorella as marine algae. J. Mar. Biol. Ass. U. K., **36** : 111–114.

Godward, M., 1937. An ecological and taxonomic investigation of the littoral algal flora of lake Windermere. J. of Ecol., **25** : 496–568.

Huber-Pestalozzi, G., 1938. Das Phytoplankton des Süsswasser. 1 Tail, Stuttgart.

————, 1955. Das Phytoplankton des Süsswasser. 4 Tail.

Hodgetts, W. J., 1921 a. A study of some of the factors controlling the periodicity of fresh water algae in nature. I. New Phytol., **20** : 150–164.

————, 1921 b. A study of some of the factors controlling the periodicity of fresh water algae in nature. II. Ibid., **20** : 195–226.

————, 1922. A study of some of the factors controlling the periodicity of fresh water algae in nature. III. Ibid., **21** : 15–33.

伊藤　隆, 1955 a. 養鰻池の水変りに関する研究. I. Brachionus plicatilis によるプランクトン植物の捕食作用. Rep. Fac. Fish. Pref. Univ. Mie., **2** : 162–167.

————, 1955 b. 養鰻池の水変りに関する研究. II. Brachionus plicatilis による水変りにおける pH, O_2 の変化. Ibid., **2** : 168–177.

————, 1956. 養鰻池の水変りに関する研究. III. 水変り池の Brachionus plicatilis に対する硒粉・硫酸銅・消石灰・海水並に淡水の致死濃度. Ibid., **2** : 317–324.

伊藤　隆・岩井寿夫，1956．養鰻池の水変りに関する研究．V．Brachionus plicatilis による“水変り”過程における水質の変化．Ibid.，**2**：335–346.

伊藤　隆，1957 a．伊勢湾西岸養鰻池の塩分とプランクトン動物相．Ibid.，**2**：473–501.

——，1957 b．養鰻池の水変りに関する研究．VI．Brachionus plicatilis の増殖とプランクトン植物量との関係．Ibid.，**2**：502–508.

伊藤　隆・岩井寿夫，1957．養鰻池の水変りに関する研究．VII，Brachionus plicatilis の捕食作用とプランクトン植物の大きさ．Ibid.，**2**：509–516.

——・——，1958 a．養鰻池の水変りに関する研究．VIII．津市江戸橋地区の6面の養鰻池における昭和30年中の水変り．Ibid.，**3**：121–158.

——・——，1958 b．養鰻池の水変りに関する研究．XII．プランクトン動物の動きと水変り．Ibid.，**3**：193–208.

——・——，1958 c．養鰻池の水変りに関する研究．XIII．養鰻池における施肥と水変り．Ibid.，**3**：209–222.

——・——，1959 a．養鰻池の水変りに関する研究．XIV．カドツボワムシの異常増殖を伴った水変り．陸水雑，**20**：49–55.

——・——，1959 b．養鰻池の水変りに関する研究．XV．コガタツボワムシ並にゾウリムシの異常増殖を伴った水変り．陸水雑，**20**：56–63.

伊藤　隆・岩井寿夫・赤嶺安彦，1960．養鰻池の水変りに関する研究．XX．養鰻池のプランクトン相に対する冬期池替の影響並に池替後におけるプランクトン相の形成．Rep. Fac. Fish. Pref. Univ. Mié，**3**：655–678.

伊藤　隆・岩井寿夫，1960．養鰻池の水変りに関する研究．XIX．養鰻池のプランクトンに対する海水注入の影響．Ibid.，**3**：648–654.

稲葉伝三郎，1934．養魚池の水変りとプランクトン．養殖会誌，**4**：159–164.

——，1936．アオコの固定液．養殖会誌，**6**：5.

稲葉伝三郎・清水定明，1936．養鰻池の水変りとプランクトン．II．水変り前後におけるプランクトンの消長．養殖会誌，**6**：167–170.

稲葉　俊，1937．養鰻池の水変りに関する予察的研究．魚介類斃死原因調査報告 第II報．静岡水試浜名湖分場．1–39.

稲葉　俊・山本清二，1938．養鰻池における水変りの水質とプランクトンの研究．魚介類斃死原因調査報告第III報．

稲葉　俊，1958．養鰻読本．日本水産資源協会．1–190.

Jφrgensen, E. G., 1957. Diatom periodicity and silicon assimilation. Dansk. Bot. Arck., **18**：1–54.

Kolbe, R. W., 1927. Zur Okologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. Pflanzenf., **7**：1–146.

Ketchum, B. H., 1954. Mineral nutrition of Phytoplankton. Ann. Rev. Plant Physiol., **5**：55–74.

Krauss, R. W., 1958. Physiology of the fresh water algae. Ibid., **9**：207–244.

小久保清治，1944．湖沼のプランクトン．生物学の進歩，**2**：375–454.

小久保清治・佐藤正三，1947．十三潟のプランクトン．生理生態，**1** (4)：1—16.

小久保清治，1955．浮游硅藻類　東京

川口正雄，1921．養魚池に於ける酸素，水温及気象状態と浮游生物の関係．(III)．水産研究誌，**6**(10)：279—281.

倉沢秀夫，1958．東京都の防火用水池における生物生産の研究．III，日生態会誌，**8**：143–149.

倉茂英次郎，1932．濠の植物性蜉の季節的消長．気象集誌，**2**：475–482.

Lund, J. W. G., 1942. The marginal algae of certain ponds, with special reference to the bottom deposits. J. of Ecol., **30**：245–283.

——, 1949. Studies on Asterionella I. Ibid., **37**：389–419.

Lund, J. W. G., 1950 a. Studies on Asterionella formosa Hass. II. Part 1. Ibid., **38**：1–14.

——, 1950 b. Studies on Asterionella formosa Hass. II. Part 2. Ibid., **38**：15–35.

——, 1954. The seasonal cycle of the plankton diatoms, Melosira italica (Ehr.) Kütz. subsp. subarctica O. Müll., Ibid., **41**: 151–179.

中村中六，1949．養魚池の水温に及ぼすアオコの影響．陸水雑，**14**：122–126.

——，1955．アオコの濃さと水中の明るさ．鰻のシンポジウム，9–17.

——，1957．塩分含有池中の養魚に関する研究．水産学集成，11–49.

——，1958．東海地方の養鰻池に於ける水色，透明度等の季節的変化と粒子組成より見た植物プ

ランクトン. 日水誌, **24** : 495–500.

———, 1959. アオコについて. 水産増殖, **6** : 72–80.

根来健一郎, 1954 a. 琵琶湖の注目すべき硅藻2種. 科学, **24** : 420.

———, 1954 b. 琵琶湖のプランクトン. 琵琶湖水位低下対策（水産生物）調査報告, 滋賀水試.

元田 茂・石田昭夫, 1950. 北海道湖沼誌. 水産孵化場試験報告（湖沼特集号）. **5** : 1–96.

松江吉行, 1954. 海産浮游珪藻 Skeletonema costatum (Grev.) Cleve の培養. 水産学の概観, 1—41.

松江吉行・平野礼次郎, 1955. 水中の総炭酸量と植物プランクトン繁殖との関係について. 陸水雑, **17** : 133–140.

三宅泰雄・松居秀夫, 1943. 水の化学分析法. 地人書院.

Maciolek, J. A., 1954. Artificial fertilization of lakes and ponds. Special Sci. Rep., Fish. No. **113**.

Moore, G. T. and Carter, W., 1923. Algae from lakes in the northeastern part of North Dakota. Ann. Miss. Bot. Gard., **10** : 393–422.

Patrick, R., 1948. Factors effecting the distribution of diatoms. Bot. Rev., **14** : 473–524.

Pennington, W., 1941. The control of the numbers of fresh water phytoplankton by small invertebrate animals. J. of Ecol., **29** : 204–211.

Pascher, A., 1913. Die Süsswasserflora Deutschlands, Osterrichs und der Schweiz. Heft 2.

———, 1915. Ibid., Heft 5.

———, 1925. Ibid., Heft 12.

———, 1930. Ibid., Heft 10.

Prescott, G. W., 1951. Algae of the Western Great Lakes Area. Cranbrook Inst. of Sci. Bull. No. 31.

———, 1954. How to know the fresh water algae. W. M. G. Brown. Co.

Pringsheim, E. G., 1949. Pure culture of algae. Cambridge Univ. Press, 119.

Pearsall, W. H., 1922. A suggestion as to factors influencing the distribution of free floating vegitation. J. of Ecol., **9** : 241–253.

———, 1923. A theory of diatom periodicity. Ibid., **11** : 165–183.

———, 1930. Phytoplankton in the English Lakes. I. Ibid., **18** : 306–320.

———, 1932. Phytoplankton in the English Lakes. II. Ibid., **20** : 241–262.

Rawson, D. S. and Moore, J. E., 1944. The saline lakes of Saskatchwan. Nat. Res. Coun. of Canada, **22** : 141–201.

Rodhe, W., 1948. Environmental requirements of fresh-water plankton algae. Symb. Bot. Upsal., **10** : 1–149.

Rice, T. R., 1953. Phosphorus exchange in marine phytoplankton. Fish. Bull. **80**.

Ryther, J. H., 1954. The ecology of phytoplankton blooms in Moriches Bay and Great South Bay, Long Island, New York. Biol. Bull., **106** : 198–209.

里見至弘, 1959 a. 植物プランクトン密度の高い時期における窒素 および 燐酸の追肥と炭酸の問題について. 淡水区水研報告. **9** : 1–10.

———, 1959 b. 植物プランクトンの繁殖に適切な窒素と燐の比（N－P比）とアルカリ度との関係. 淡水区水研報告, **8** : 21–39.

佐野和生, 1959. 水変りについて. 水産増殖, **6** : 81–85.

菅原 健, 1942. 地球化学. 河出書房.

Smith, G. M., 1950. Fresh water algae of the United States. New York.

Skvortzow, B. W., 1936. Diatoms from Biwa Lakes, Honshu Island, Nippon. Philip. J. Sci., **61** : 253–296.

田村 正, 1952. 十三潟の冬期観測並にプランクトンの観察. 陸水雑, **16** : 6–14.

高安三次・五十嵐彦仁・沢 賢蔵, 1930 a. 湖沼調査（濤沸湖）. 水産調査報告, **21** : 93–117.

———, 1930 b. 湖沼調査（小向沼）. 水産調査報告, **22** : 93–106.

———, 1930 c. 湖沼調査（網走湖）. 水産調査報告, **22** : 1–61.

———, 1933. 湖沼調査（頓別沼）. 水産調査報告, **28** : 1–55.

———, 1934 a. 湖沼調査（さろま湖）. 水産調査報告, **34** : 1–63.

———, 1934 b. 湖沼調査（湧洞沼, 湿根沼, 能取湖）. 水産調査報告, **36** : 1–23, 25–47, 49–83.

滝川 悟. 杉田隆治, 1934. 養鰻池水質日中変化の一観察. 養殖会誌, **4** : 132.

Tiffany, L. H., and Britton, M. E., 1951. The algae of Illinois. Chicago.

TAMIYA, H. et al., 1954 a. Studies. From the Tokugawa Institute, **7** (2).
———, 1954 b. Ibid., **7** (3).
TRANSEAU, E. N., 1916. The periodicity of fresh water algae. Amer. J. Bot., **3** : 121–138.
上野益三，1935. 陸水生物学概論．養賢堂．
渡辺仁治，1956. 奈良県郡山金魚池のプランクトンとC. I. E. 表色法による水色との関係．陸水雑．**18** : 29–36.
WEST, W. F.L. S., and WEST, M. A., 1912. On the periodicity of the phytoplankton of some British Lakes. J. Limn. Soc. (Bot.) **40** : 395–433.
吉村信吉，1939. 湖沼学．三省堂．

Summary

This study deals with the phytoplankton communities in the brackish water eel-culture ponds in Mié Prefecture, concerning their composition, habitable ranges of their components and seasonal changes. The writer tried also to analyse the environmental factors affecting upon the growth of the dominant phytoplankters, in using the selected pure-cultured algal materials.

I) The phytoplankton community in eel-culture ponds

1. Most of the eel-culture ponds in Mié Prefecture lie widely on the coast of Ise Bay.

2. The water of those ponds, without exceptions, contains pretty much salts. Their chlorinity is Cl 0.23‰ in minimum and 12.9‰ in maximum, and most of them contain Cl 1～2‰, making up 40% of the total ponds (Fig. 1).

3. The author made surveys on 228 of those brackish water fish-ponds during the period from Sept. 1953 to Dec. 1954, concerning the plankton-flora, the distribution of its components among the ponds, and its size difference in the components in relation with chlorinity.

4. The phytoplankters identified from those ponds are 186 species, 20 blue-green algae, 56 green algae, and 110 diatoms. The former two groups of algae consist mostly of fresh water forms, but most of the diatoms are halophilous forms.

5. As for the range of phytoplankton habitable against the chlorinity, the upper limit was Cl 5‰ in most of the blue-green and green algae, though some of them showed the habitability in the water of Cl 9‰ (Fig. 2). The author failed to find a relationship between the range of distribution of diatoms and the chlorinity of water (Fig. 3).

6. In the ponds with the chlorinty lower than Cl 5‰, the plankton-flora is rich in the number of species and is complicated in size composition. The representative species are: *Microcystis aeruginosa*, *Chroococcus dispersus*, *C. limneticus*, *Merismopedia punctata*, *Coelosphaerium Kuetzingianum*, *Phormidium tenue*, *Oscillatoria tenuis*, *Synechococcus* sp., *Selenastrum gracile* &c. In the ponds with higher chlorinity Cl 5～8‰, the plankton-flora is extremely poor, the dominants being micron algae, such as *Chroococcus dispersus*, *Synechococcus* sp. and *Selenastrum gracile*.

These results show that the chlorinity of the pond water is one of the most

important factors to determine the composition of phytoplankton community and its distribution.

7. Both the blue-green and green algae are rich in the ponds under the eel-culture, not only in the number of species but also in standing crop. In natural ponds, however, they are poor in both the flora and standing crop. The flora and standing crop of diatoms are poor in the eel-culturing ponds, while in the natural ponds the former is rich and the latter is poor.

II) The seasonal changes of phytoplankton in the eel-culture ponds

The seasonal changes of phytoplankton and of the water quality were investigated in the 4 eel-culture ponds of different chlorinity (Pond K-2, Cl 2～7‰; Pond 0-2, Cl 2～5‰; Pond M-2, Cl 2～3‰; Pond S-2 Cl 2～3‰) during 1 to 3 years (1955–1959).

1. The perennial forms which are important phytoplankters in the eel-culture ponds are the blue-green algae, *Chroococcus dispersus*, *Synechococcus* sp., *Phormidium tenue*, the green alga, *Selenastrum gracile*, and the diatoms, *Cyclotella Meneghiniana* and *C. glomerata*.

2. In summer, the composition of the plankton-flora becomes rich, and in particular the blue-green algae show a large standing crop. The representative species are: *Microcystis aeruginosa*, *Merismopedia tenuissima*, *M. punctata*, *Chroococcus limneticus*, *C. minutus*, *Coelosphaerium Kuetzingianum* &c. Many species of green algae, such as Scenedesmaceae, Oöcystaceae, Micractiniaceae, *Dictyosphaerium* and *Coelastrum* become rich in the number of species, though poor quantitatively. *Chaetoceros similis* occurs temporarily, but no conspicuous change in other diatoms is observed.

3. In winter, the algal flora is represented by the diatom *Chaetoceros Muelleri* in most cases, but in some waters there are found the above perennial forms such as *Chroococcus dispersus*, *Synechococcus* sp., *Selenastrum gracile* &c. associated together. The phytoplankton community may be said to be comparatively simple in winter.

4. The ephemeral forms which occur temporarily at a peculiar short period are the diatom *Chaetoceros similis*, the green algae *Micractinium pusillum* and *Pyramidomonas inconstans*, and an unknown species of Monas. They grow so unusually after "Mizukawari" (changing the quality of water) that they are useful as an indicator of the recovery of "Mizukawari".

5. In the plankton-flora in the eel-culture ponds, there occcur conspicuous changes in two seasons, May-June and Oct.-Nov., during which the winter and summer forms seem to replace from one another.

The changes are especially sudden and notable in the period May-June, which accords with the time of the serious damage by "Mizukawari" upon the culturing fish. The sudden changes do not usually occur at the period Oct.-Nov.

6. There is a close relation between the chlorinity of the pond water and the seasonal changes in both the composition and the standing crop of phytoplankton. In the ponds of high chlorinity (Pond K-2, Cl 5～7‰, Pond 0-2, Cl 4～5‰, in 1955), the plankton flora is monotonous and the fluctuation is great, while in the ponds of

low chlorinity (Pond S-2, Cl 2～3‰, Pond M-2, Cl 2～3‰, Pond K-2 and Pond 0-2, Cl 2～3‰, in 1956), the plankton algae are rich, especially in the warm water from August to October, the standing crop of blue-green algae being large with small fluctuations.

In ponds K-2 and 0-2, where the annual fluctuation of the chlorinity is great, the plankton flora becomes rich when the chlorinity decrease: its seasonal change is complicated, but not so complex as in Pond S-2 in which chlorinity is low and of small fluctuation.

7. The untrients also show seasonal changes and remakable "Mizukawari" during the period from spring to early summer. In Pond M-2, where the "Mizukawari" occurs in September, the nutrients conspicuously increase after that time. The trophic degrees of these pond waters, with a large quantity of food supply for fish, fish excrements, and the organic matter in the bottom mud, show much higher than those of natural ponds and lakes. The changes of NH_4-N and PO_4-P are especially notable, the former attaining sometimes as much as 5 mg/l and the latter 2 mg/l. The alkalinity tends to rise with the progress of eel-culturing.

8. At the time of "Mizukawari" the marked decrease of phytoplankton in eel-culture ponds is caused by the grazing of rotifers.

The greater fluctuation of the phytoplankton in the ponds of high chlorinity seems to be due to the influence by grazing upon the main component, micron algae. The grazing by rotifers plays an important role as a factor limiting the population size of phytoplankton in the eel-culture ponds.

9. The seasonal succession of phytoplankton in the eel-culture ponds may be classified into the following 6 types.

A type; *Chroococcus dispersus* (or *Synechococcus* sp.) ⟶ *Microcystis aeruginosa* ⟶ *Merismopedia tenuissima* ⟶ *Chaetoceros Muelleri*

B type; *Phormidium tenue* ⟶ *Nitzschia closterium* ⟶ *Microcystis aeruginosa* ⟶ *Chaetoceros Muelleri*

C type; *Chroococcus dispersus* ⟶ *Microcystis aeruginosa* ⟶ *Euglena* sp. ⟶ *Chaetoceros Muelleri*

D type; *Chroococcus dispersus* ⟶ Monas ⟶ *Chaetoceros similis* ⟶ *Merismopedia tenuissima* ⟶ *Chroococcus dispersus*

E type; *Chroococcus dispersus* ⟶ *Chaetoceros similis* ⟶ *Micractinium pusillum* ⟶ *Euglena* sp. ⟶ *Scenedesmus tetradesmiformis*

F type; *Chroococcus dispersus* ⟶ *Synechococcus* sp. ⟶ *Merismopedia tenuissima* ⟶ *Chroococcus dispersus* ⟶ *Chaetoceros Muelleri*

In these, the types A and F represent the normal successions in the eel-culture ponds of low chlorinity (Cl 2～3‰) and of high chlorinity (Cl 5～7‰) respectively. The other types B, C, D and E are modified by the extent of "Mizukawari", its period, differing from the nomal types A and F (Fig. 12).

III) The experimental studies on the growth of phytoplankton

In order to obtain some definite information concerning the results of the field

surveys, the experimental studies were carried out upon the chlorinity, nutrients and water temperature which affect the growth of phytoplankton, in using the pure culture material of the main species of phytoplankton taken from the eel-culture ponds.

1. The influence of chlorinity upon the growth and cell forms of phytoplankton Materials used:

Materials used:

The blue-green alga: *Microcystis aeruginosa*; the green algae: *Selenastrum gracile*, *Scenedesmus tetradesmiformis*, *Chlorella vulgaris*, brackish-water *Chlamydomonas* sp. and marine *Chlamydomonas* sp.; the diatoms: *Cyclotella Meneghiniana*, *Chaetoceros Muelleri* and *Navicula seminulum*; the green algae: *Selenastrum gracile* and *Scenedesmus tetradesmiformis* (these two species were tested upon the cell forms).

1). *Microcystis aeruginosa* grows well in the medium of Cl 0.1 ‰, but its growth is notably inhibited by the rise of chlorinity. This quite accords with the result of field survey (Figs. 4, 13, 32).

2). *Selenastrum gracile*, *Scenedesmus tetradesmiformis* and *Chlorella vulgaris* grow well in the fresh water or in the medium of Cl 0.1‰, but their growths are notably inhibited by the rise of chlorinity. Thus, they show a narrow range of tolerancy to the chlorinity as *Microcystis aeruginosa.*

A brackish-water form *Chlamydomonas* sp. grows mostly in the medium of Cl 3‰ and a marine form *Chlamydomonas* sp. in the Cl 15‰, but both show a wide range of tolerancy to the chlorinity (Figs. 14, 15, 16, 17, 18).

3). The possible range of chlorinity for the growths of *Cyclotella Meneghiniana*, *Chaetoceros Muelleri* and *Navicula seminulum* are pretty wide in contrast with the green algae mentioned above. These experimental results agree well with the result of field surveys relating the chlorinity to the distribution of phytoplankton in the eel-culture ponds (Figs. 19, 20, 21).

4). The examination of 2 fresh water species of green algae, *Selenastrum gracile* and *Scenedesmus tetradesmiformis*, regarding their adaptability to chlorinity showed that the former species grew in the medium up to Cl 7‰, showing the higher adaptability to the chlorinity. This result may well confirm the result of field survey in which its possible upper limit to chlorinity was proved to be Cl 7‰. No adaptability to chlorinity was observed (Figs. 22, 23) in the latter species.

5). The influence of chlorinity upon the cell forms was quite remarkable in the 2 green algae, *Selenastrum gracile* and *Scenedesmus tetradesmiformis*. Their cell forms are normal in the medium of low chlorinity below Cl 3‰, but in the medium of high chlorinity (Cl 5∼11‰) many cells become abnormal or considerably large in size.

These strains of such large-sized or abnormal cells formed in the medium of high chlorinity, however, become normal and grow well, when they are inoculated into the medium of low chlorinity below Cl 3‰. This may show that those large-sized or abnormal cells retain the ability of normal growth (Figs. 24, 25, 26, 27, 28, 29).

6). The influence of chlorinity upon the colony formation of *Scenedesmus tetrade-*

smiformis is also remarkable. In the medium of low chlorinity below Cl 3‰, the colony of 4 to 8 cells is the most abundant, but the higher the chlorinity Cl 5～11 ‰ is, the worse the colony formation becomes, and the colony tends to become unicellular.

Such unicellular strains, however, become 4 to 8-cellular colonies, when they are inoculated into the medium of low chlorinity below Cl 3‰. This will show that the unicellular species preserves the ability of colony formation (Figs. 27, 30, 31).

2. The nutritive requirements for the growth of phytoplankton (Figs. 35～59).

The experiments were carried out upon the effect of nutrients on the growth of three species of algae, *Microcystis aeruginosa*, *Selenastrum gracile* and *Cyclotella Meneghiniana*, in using their pure-culture forms. All of them are dominant in the eel-culture ponds. The suitable concentrations of 9 nutrient salts to the growth of the 3 species are summarized in the following table.

Elements	Suitable concentrations for the growth of the algae, in p. p. m.		
	Microcystis aeruginosa	*Selenastrum gracile*	*Cyclotella Meneghiniana*
N	3 ～ 10 (5)*	3 ～ 100 (50)*	3 ～ 100 (30)*
P	0.1～ 10 (1)*	0.5 ～ 3	0.1～ 1 (0.1)*
K	700 ～1500	7 ～ 30 (7)*	—
Na	—	—	30
Ca	—	0.01～ 100 (5)*	20 ～ 50 (50)*
Mg	—	5 ～ 20	10 ～ 100 (50)*
Fe	1 ～ 5 (3)*	1 ～ 10 (10)*	1 ～ 10
Si	—	—	10 ～ 70
minor elements	1～10% soil extract (3)*	—	—

* Optimum concentrations

Owing to the intensive fish culture in supplying food, the nutrient contents of the water of eel-culture ponds are far greater than those in natural lakes and ponds. Therefore, it is difficult to say that the concentration of any nutrient would be a limiting factor to the growth of phytoplankton in the eel-culture ponds. This may be proved by the nutrients present in the pond water and its seasonal change as well as by the physiology of growth in the three algae discussed above.

3. The result of the experiments show that the suitable water temperature upon the growth of *Microcystis aeruginosa* is 20～30°C.

This quite accords with the results of the field survey which proved the period of algal growth to be only the months of water above 20°C, from May to October.

IV) From the above-results of the field surveys and of the experimental studies by pure culture, it will be clear that the chlorinity in the pond water plays the most important part as a limiting factor in the phytoplankton community in the brackish water eel-culture ponds, regarding its distribution, seasonal changes and growth.

In the pond management for the growth of phytoplankton, it will be necessary to keep chlorinity as low as possible. It will be also important for the control of "Mizukawari", which often causes serious damages of fish in culture, in accelerating the growth of plankton algae of larger sizes above the limit of grazing by rotifers.

Journal of Faculty of Fihesries,
Prefectural University of Mie,
Vol. 5, No 3, March 15, 1963.

多原子分子分裂の統計理論における角運動量効果

渡　辺　　茂

Angular Momentum Effect in Statistical Theory of Polyatomic Molecular Fragmentation

Sigeru WATANABE

目　次

§1. はしがき

高エネルギー放射線の物質に及ぼす作用は主として低エネルギー二次電子によることはすでによく知られている。電子分子間衝突の基礎的研究として，電子衝撃をうけた色々の有機多原子の分裂によって生じる荷電破片分子の種類と量については，質量分析器による数多くの観測が行われている。又一方，簡単な多原子分子，例えば，水分子や過酸化水素分子が電子衝撃をうけたとき現われる遊離基 OH の角運動量分布についても分子線電子線交叉法 (crossed-beam technique) によるくわしい観測が行われている。これら多原子分子の分解過程に，近来統計論的解釈がしばしば応用されて，興味ある成功を見ているのであるが，なお角運動量保存則に関する基礎的問題が充分論議されることなく残されているものと考えられる。

さて電子衝撃により，多原子分子は一旦励起される。そのさい Franck-Condon 原理が成立すると仮定すると，多原子分子は原子間距離不変のまま励起状態に移る。このとき分子は一

般に E なる excess potential energy を有するものとする。このエネルギー E は分裂ののちには破片分子の並進，振動，回転エネルギーとして配分されるにちがいない。そのわけは次のように考えられる。一般に多原子分子の励起準位はエネルギー的に密集しており，従って夫々の potential 超曲面はいたる処で crossing をおこしているにちがいない。その結果として radiationless transition を頻繁に行いながら E は全く at random にすべての自由度に配分されるであろう[0]。

そこで，多原子分子分裂を統計論的に取扱うためには，次のように考えなおせばよいであろう。即ち，基底状態にある多原子分子が電子衝撃をうけると，分子の結合にあずかる電子が励起されて，結合が全体的にゆるむ。その結果，分子を構成する粒子は，あたかもある virtual volume の中で自由に運動すると考えられる。このさい，この粒子系は孤立系であるから当然，エネルギー，運動量，角運動量保存である。充分エネルギーの交換が行える程多数回の衝突を行って統計的平衡に達して後，分子はいくつかの粒子（原子，又は遊離基等）となって分裂して行くであろう。但し virtual volume をぬけでるとき，状態に変化はないものとする。このように考えると多原子分子分裂の問題を統計論の問題に帰することができる。このさい，エネルギー，運動量保存を考慮した理論的研究はなされているが，角運動量保存をも考慮した研究は未だ十分になされていないように思われる。中間子の多重発生に関する Fermi の統計論が最近その方面で再び脚光を浴びつつあるが，角運動量保存も含んだ理論には，未だ色々難点を持っているようである。そこで，本論文においては，多原子分子分裂に対して，角運動量保存則までも含んだ研究を行う。順序として，先ず最も重要な角運動量保存則に関する取扱について議論を行い，問題を提起する。続いて，それに基き積分系のとり方に関する二つの立場を示す。更に何れの立場も，実験との比較においては，角運動量の大きさだけを指定した場合になることを示す。かくて色々の実例について，角運動量を含む場合と，含まない場合の計算結果を比較検討する。

§2. 角運動量保存則の取扱い

力学で知られているごとく，外力の働かない粒子系においては，重心静止系を考えると，エネルギー (E)，角運動量 ($\boldsymbol{M}$)，が保存する[1,2,3]。以上 4 個の積分は独立で，大局的一価積分である。この積分の値を指定すると，全状態空間において，4 次元減った多様体が与えられる。そこで，問題にする状態函数の状態平均は，この多様体の上でとらねばならない。[4] 統計力学で，主として取扱われているのは，エネルギー積分のみであって，多様体は等エネルギーの面となる。

さて，角運動量も含めた場合の分布函数 ρ としては，通常次のものがとられる[5]。即ち，積分の値が

$$E(p, q)=E_0, \qquad \boldsymbol{M}(p, q)=\boldsymbol{C}, \tag{2·1}$$

で与えられるとき（状態空間の座標を代表的に p, q であらわす），

$$\rho=\text{const.} \quad \delta(E-E_0)\delta(\boldsymbol{M}-\boldsymbol{C}) \tag{2·2}$$

一方，一般力学によると[1,2,3]，角運動量積分の中から 2 個の包合積分を作り出すことができる（通常，$\sqrt{\boldsymbol{M}^2}$ 及び M_z を用いる）。さらにこの積分を用いて，粒子系の充たすハミルト

ンの運動方程式の次数を4次減少することができる。エネルギー，運動量積分を含めると，全部で12次減少しうる。運動方程式の次数の低減には，包合積分系をとるのが最も能率のよい方法とされている[2]。例えば，$\boldsymbol{M}$ の3成分は包合でないので，之を用いて運動方程式の次数の低減をはかると，6次減少することはできなくて，2包合積分を用いたときと同じ4次の減少が得られるにすぎない。このような事情を考慮すると，統計論的な議論をするときも，角運動量積分としては，角運動量の大きさ（$\sqrt{\boldsymbol{M}^2}$）及び Z 成分（M_z）のみを用いることが考えられる。この立場をとるならば，(2・2) の代りに

$$\rho = \text{const.}\quad \delta(E-E_0)\delta(\sqrt{\boldsymbol{M}^2}-C)\delta(M_z-C_z) \tag{2·3}$$

を使用しなければならない。

この2つの立場を基礎論的に比較検討し，且つ両者の物理的意味上の相互関係を明らかにすることが必要であると考えられる。

§3. 大局的一価積分系

ハミルトンの運動方程式

$$\frac{dq_i}{dt}=\frac{\partial H}{\partial p_i},\qquad \frac{dp_i}{dt}=-\frac{\partial H}{\partial q_i} \tag{3·1}$$

$$(i=1,\,2,\cdots,\,s)$$

で記述される力学系を考える。かんたんのため，重心静止系をとるものとする。この系の統計的性質を研究するとき基礎になるのは，エルゴードの問題である。即ち，時間平均を空間平均と等しいとすることの理論的妥当性の問題である。通常統計力学ではエネルギー常数の面上で状態函数の平均をとる。しかしながら，エネルギー積分の他に，いくつかの独立な大局一価積分が存在するとき，それらの価を指定すると，それによって決まる状態空間の部分は全状態空間より低い次元数の多様体をつくる。例えば k 個の独立な大局的一価積分が存在するとき，それらの値を指定することにより $(2s-k)$ 次元の多様体がえられる。今独立な大局的一価積分が上記の k 個以外にないとする。このとき，一般的に期待されるように，この多様体の一点から出発した点は，この多様体の任意の点のいくらでも近くを通り，軌道はこの多様体を密に蔽うという準エルゴード仮説をするならば，

時間平均 ＝ 空間平均（多様体上）

が認められる[6]。数学的には，このことは多様体の metric indecomposability と同等である[4]。ここに，metric decomposable とは，空間が正の measure をもった2つの不変部分にわかれることである。§2の例でいうならば，大局的一価積分系は，エネルギー及び角運動量3成分の4積分で，他にはありえないと考えられるので（3体問題では証明されており，n 体問題への拡張もされている），これらの値をきめることにより決定される多様体の上でエルゴード仮説をしなければならない。このような統計力学の基礎づけが許されると，分布函数として採用した

$$\rho = \text{const.}\quad \delta(E-E_0)\delta(\boldsymbol{M}-\boldsymbol{C}) \tag{2·2}$$

は真の統計分布をあらわしているといってよいであろう。

§4. 包合積分系

再び (3・1) で記述される力学系を考える。この系が h 個の独立な包合をなす大局的一価積分をもち，それ以上はないとする。

さて，一般力学で知られているごとく[1,2,3]，(3・1) で記述される自由度 s の力学系が，$h\,(<s)$ 個の包合積分をもつとき，積分自身を循環座標に共軛な運動量に変換することができる。しかも自由度 $(s-h)$ の力学系と同等なものに帰着することができる。包合でない積分系を用いても力学系の自由度を低減することができるが前者に比べて能率が悪いことは，すでに §2 でのべた通りである。

今，包合積分を

$$f_i=\alpha_i \qquad (i=1, 2,\cdots, h) \qquad (4\cdot1)$$

とする。上にのべたことは，次のごとく数式化される[2]。先ず適当な基準変換

$$p_j, q_j \to P_j, Q_j \qquad (j=1, 2,\cdots, s) \qquad (4\cdot2)$$

により

$$f_i=P_i \qquad (i=1, 2,\cdots, h) \qquad (4\cdot3)$$

のごとくとることができる。新しいハミルトニアン K は $Q_i\,(i=1,\ 2,\ \cdots,\ h)$ を含まないで次の方程式をみたす。

$$\frac{dQ_j}{dt}=\frac{\partial K}{\partial P_j}, \qquad \frac{dP_j}{dt}=-\frac{\partial K}{\partial Q_j} \qquad (4\cdot4)$$

$$(j=h+1,\cdots, s)$$

なお $Q_1,\cdots,Q_h$ は

$$\frac{dQ_i}{dt}=\frac{\partial K}{\partial \alpha_i} \qquad (i=1,\cdots, h) \qquad (4\cdot5)$$

を解いて求めることができる。結局この力学系において，$P_i=\alpha_i\ (i=1,\cdots,h)$ で，$P_j, Q_j\ (j=h+1,\cdots,s)$ は (4・4) をといて求めうるわけであるが（実際には求められない場合が多い），独立な大局的一価包合積分は，前記 h 個以外には得られない。そこでこの系の統計的性質を知るために，$P_j, Q_j\,(j=h+1,\cdots,s)$ 空間に同一確率を仮定する。更に (4・5) から $Q_i\,(i=1,\cdots,h)$ も，とりうるすべての価が同一の確率をもっと考えられる。以上の考察から，分布函数 ρ における δ 函数の中へ入れるべき arguments として，包合積分をとるべきことが要請される。§2 の例では

$$\rho=\text{const.}\quad \delta(E-E_0)\delta(\sqrt{\boldsymbol{M}^2}-C)\delta(M_z-C_z) \qquad (2\cdot3)$$

となる。

§5.　§3及び§4の比較

もう一度§3及び§4の結論を要約しよう。§3では，s 次の自由度をもつ力学系において，独立な大局的一価積分が k 個あるとき，それらの値を指定することによりえられる $(2s-k)$ 次元の多様体の上でエルゴード仮説をする。§4では，之に反し包合をなす独立な大局的一価積分が h 個あるとき，それらの値を指定することによりえられる $(2s-h)$ 次元の多様体上で平等確率を仮定する。

さて，一般には $k\geqq h$ であるけれども，今 $k>h$ と仮定する。§2の例では $h=3$, $k=4$ であるから，この仮定の成立つ場合である。

包合積分を用いたときえられる $(2s-h)$ 次元の多様体の上で軌道が多様体を密に蔽うということは正しいであろうか。否である。何故ならば，上の条件の下では，h 個の包合積分の他に明らかに少くも一つ独立な大局的一価積分が存在する。従って，その値を指定するような軌道を考えると，この軌道は $(2s-h)$ 次元の多様体を密に蔽うことはできない。数学的には，この多様体は metric decomposable となる。

包合積分を用いたとき

$$\frac{dP_j}{dt}=\frac{\partial K}{\partial Q_j},\qquad \frac{dQ_j}{dt}=-\frac{\partial K}{\partial P_j}$$

$$(j=h+1,\cdots,s)$$

からえられる積分は，一般に多価函数であるので，(P_j, Q_j) 空間に同一確率を与えることは正しいように見える。しかしながら，実際は，それらの中から（勿論 Q_i $(i=1,\cdots,h)$ をも含めて）$(k-h)$ 個の独立な大局的一価積分がえられるのである。

結　論：エルゴード仮説を認めるかぎりでは，分布函数の中に導入される δ 函数の arguments としては独立な大局的一価積分を用いねばならない。

今迄積分の独立性に関して余りにも目をつぶりすぎた。ここで少しふれておこう。

この論文において取扱う積分は，すべて解析函数であるとする。更に，力学系の独立な大局的一価積分が k 個しかないということは，次の意味である。即ち

1)　いかなる大局的一価積分も，その k 個の積分の解析函数である。

2)　k より少ない積分の解析函数であらわされない積分が存在する。

δ 函数の arguments として独立な積分のみをとることは，もし独立でない積分をとるならば，δ 函数の状態空間での積分が発散してしまうことから絶対に欠かすことができないことである。

§6.　実験との比較

1個の孤立した多原子分子が電子衝撃をうけて分裂する場合，この孤立系に対しては，エネルギー，運動量及び角運動量が保存されねばならない。前節迄の議論によれば，ρ としては，2つの取り方があった。即ち

1)　角運動量3成分をとる場合。

$$\rho=\text{const.}\quad \delta(E-E_0)\delta(\boldsymbol{M}-\boldsymbol{C}) \tag{6·1}$$

2) 角運動量2成分（包合系）をとる場合。

$$\rho = \text{const.} \quad \delta(E-E_0)\delta(M-C)\delta(M_z-C_z) \tag{6・2}$$

更に 1)，2) 何れの立場が better であるか決定的な結論を与えることができなかった。即ち，エルゴード仮説を認めるかぎりでは，1) が better であるが，この仮説自身，現在の処未だ色々問題を残している。

一方，実験においては，親分子の角運動量ベクトルは，大きさを指定しても，方向に関してはすべての方向に同一確率をもってござると考えねばならぬ場合が一般である。従って，そのような実験においては，方向について平均をとらねばならない。以後かんたんのため角運動量のみに注目する。なお

$$M=\sqrt{M_x^2+M_y^2+M_z^2} \tag{6・3}$$

とする。

1) 角運動量3成分をとる場合。

積分を

$$M_x = C\sin\theta\cos\phi, \qquad M_y = C\sin\theta\sin\phi, \qquad M_z = C\cos\theta \tag{6・4}$$

とする。球面上での平均操作は

$$\frac{\int_0^\pi d\theta\sin\theta\int_0^{2\pi}d\phi\cdot C^2\delta(M_x-C\sin\theta\cos\phi)\delta(M_y-C\sin\theta\sin\phi)\delta(M_z-C\cos\theta)}{4\pi C^2} \tag{6・5}$$

を計算すればよい。(6・5) においてまず φ の積分を実施する。そのためには，形式的に次の如くするのが見易い。即ち

$$\frac{1}{4\pi C^2}\int_0^\pi d\theta\sin\theta\int_0^\infty dr\, r\int_0^{2\pi}d\phi\,\frac{\delta(C\sin\theta-r)}{C\sin\theta}\,C^2$$
$$\times\,\delta(M_x-r\cos\phi)\delta(M_y-r\sin\phi)\delta(M_z-C\cos\theta) \tag{6・5$'$}$$

ここで

$$x=r\cos\phi, \qquad y=r\sin\phi$$

とすると (6・5)′ は

$$\frac{1}{4\pi C^2}\int_0^\pi d\theta\cdot C\delta(\sqrt{M_x^2+M_y^2}-C\sin\theta)\delta(M_z-C\cos\theta)$$
$$=\frac{1}{4\pi C^2}\int_0^\pi d\theta\cdot C\delta(\sqrt{M^2-M_z^2}-C\sin\theta)\delta(M_z-C\cos\theta) \tag{6・6}$$

更に O について，上と同じ手続きを行えば，結局 (6・5) は

$$\frac{\delta(M-C)}{4\pi C^2} \tag{6・7}$$

となり，大きさを指定したものと同等になる。

2)　包含系をとる場合。

積分を

$$M = C, \qquad M_z = C\cos\theta \tag{6・8}$$

とすると，これは (6・6) の最後の式と同等で結局，(6・7) がえられる。

従って，1)，2) 何れの立場も，平均操作をすると，角運動量の大きさだけを指定したときと同等になる。即ち

エネルギー保存 角運動量3成分保存	エネルギー保存 角運動量2成分保存 (包含系)

↓　↓

エネルギー保存 角運動量の大きさ保存

以上のような考察から，この論文においては，1) の立場をとり，角運動量の方向に関して平均操作をして，計算を進めることにする。

実際の計算において，解析的に計算できる例は多くない。しかしながら，代表的な実験例，H_2O_2, H_2O から分裂した OH 基の回転エネルギー分布に関しては，解析的な計算が可能になる。以下の節において，色々の実例について計算を示し，更に H_2O_2, H_2O の場合において

1)　エネルギー保存在のみ

2)　エネルギー，角運動量保存則

の2つの場合を，実験と比較する。

§7.　エネルギー保存粒子系の分布函数

相互作用のない粒子系のエネルギー分布函数を求めるには従来種々の方法が提出されている。まず1個の自由粒子が体積 v の中に閉じこめられている場合のエネルギーに関するアプリオリ確率は，例えば次の如く求められる。

問題を非相対論の場合に限ると，エネルギー E と運動量 p_1, p_2, p_3 の間の関係は

$$E = \frac{1}{2m}(p_1{}^2 + p_2{}^2 + p_3{}^2)$$

である。ここに E は座標変数を含まない。状態空間に於ては粒子が平等確率を持つと考えられるので，単位体積の重みを1とする。エネルギーが E と $E+dE$ の間にあるアプリオリ確率は，E が座標変数を含まないので，2 球面

$$p_1{}^2 + p_2{}^2 + p_3{}^2 = 2mE$$

及び

$$p_1{}^2 + p_2{}^2 + p_3{}^2 = 2m(E + dE)$$

の間にはさまった部分の体積と v の積，即ち $v\cdot 2\pi(2m)^{3/2}E^{1/2}dE$ である，これを通常 $\varphi(E)dE$ とかき，$\varphi(E)$ は分布函数と呼ばれる[6]。即ち

$$\varphi(E)=2\pi v(2m)^{3/2}E^{1/2} \tag{7·1}$$

次に 2 個の同種粒子の場合には，全系のエネルギーが E と $E+dE$ の間にある値を取り，且つ一方の粒子が E_1 と E_1+dE_1 の間にある値を取る確率は

$$\varphi(E_1)\varphi(E-E_1)dE_1dE$$

で表わされる。従って全系のエネルギー分布は

$$dE\int_0^E\varphi(E_1)\varphi(E-E_1)dE_1$$

となり，(7・1) によって，さらに

$$\varphi(E)dE=\frac{\pi}{8}\left[2\pi v(2m)^{3/2}\right]^2E^2dE \tag{7·2}$$

となる。

一般に，n 個の粒子の場合には，step by step に (7・2) と同様の計算をすすめることによって，全系のエネルギー分布は

$$\varphi(E)dE=\text{const.}\,E^{(3n-2)/2}dE \tag{7·3}$$

となる。また n 個の粒子の全系のエネルギー E が与えられたとき，そのうちの 1 個の粒子のエネルギー分布は

$$\varphi(E_1)dE_1=\text{const.}\,{E_1}^{1/2}(E-E_1)^{(3n-5)/2}dE_1 \tag{7·4}$$

となることも同様にみちびかれる。

さて，δ 函数を用いる方法によると，同様の計算は粒子の数の多少にかかわらず甚だ直截簡明となる。その例として，まず (7・4) の導出を試みよう。即ち，n 個の粒子の全エネルギーが一定値 E，そのうちの任意の 1 個の粒子のエネルギーが ϵ——$\epsilon+d\epsilon$ なる分布函数は直ちに次の如くかかれるのであろう[7,8]。

$$\varphi(\epsilon)=\left[\prod_{j=1}^{n}\iiint_v dx_jdy_jdz_j\iiint_{-\infty}^{\infty}dp_{xj}dp_{yj}dp_{zj}\right]\delta\left(E-\sum_{j=1}^{n}\frac{{p_{xj}}^2+{p_{yj}}^2+{p_{zj}}^2}{2m}\right)$$
$$\times\delta\left(\epsilon-\frac{{p_{x_1}}^2+{p_{y_1}}^2+{p_{z_1}}^2}{2m}\right) \tag{7·5}$$

あるいは，0 から ϵ までの状態体積は step 函数を用いて次の如く書かれるのであろう。

$$V(\epsilon)=\left[\prod_{j=1}^{n}\iiint_v dx_jdy_jdz_j\iiint_{-\infty}^{\infty}dp_{xj}dp_{yj}dp_{zj}\right]\delta\left(E-\sum_{j=1}^{n}\frac{{p_{xj}}^2+{p_{yj}}^2+{p_{zj}}^2}{2m}\right)$$
$$\times U\left(\epsilon-\frac{{p_{x_1}}^2+{p_{y_1}}^2+{p_{z_1}}^2}{2m}\right) \tag{7·6}$$

ここに (7・6) と (7・5) の間には次の関係が成りたつことは言うまでもない。即ち

$$\varphi(\epsilon)d\epsilon=\frac{dV(\epsilon)}{d\epsilon}d\epsilon \tag{7·7}$$

なお，δ 函数及び U 函数はともにそれぞれ次のフーリエ表示する。即ち

$$\delta(x)=(2\pi)^{-1}\int_{-\infty}^{\infty}d\lambda\exp(i\lambda x) \tag{7·8}$$

及び

$$U(x)=(2\pi i)^{-1}\int_{-\infty-i\Delta}^{\infty-i\Delta}d\alpha\cdot\alpha^{-1}\exp(i\alpha x),\ (\Delta>0) \tag{7·9}$$

今 (7・8) を利用して (7・5) の計算を進めると

$$\varphi(\epsilon)=\left[\prod_{j=1}^{n}\iiint_{v}dx_j dy_j dz_j\iiint_{-\infty}^{\infty}dp_{xj}dp_{yj}dp_{zj}\right](2\pi)^{-2}$$

$$\times\int_{-\infty}^{\infty}d\lambda\exp\left[i\lambda\left(E-\sum_{j=1}^{n}\frac{p_{xj}^{2}+p_{yj}^{2}+p_{zj}^{2}}{2m}\right)\right]\int_{-\infty}^{\infty}d\mu\left[i\mu\left(\epsilon-\frac{p_{x_1}^{2}+p_{y_1}^{2}+p_{z_1}^{2}}{2m}\right)\right]$$

$$=\text{const.}\int_{-\infty}^{\infty}d\lambda\exp(i\lambda E)\int_{-\infty}^{\infty}d\mu\exp(i\mu\epsilon)\prod_{j=1}^{n}I_j,$$

ここに

$$I_1=\iiint_{-\infty}^{\infty}dp_{x_1}dp_{y_1}dp_{z_1}\exp\left(-i\frac{\lambda+\mu}{2m}p_{x_1}^{2}\right)$$

$$\times\exp\left(-i\frac{\lambda+\mu}{2m}p_{y_1}^{2}\right)\exp\left(-i\frac{\lambda+\mu}{2m}p_{z_1}^{2}\right),$$

及び

$$I_{j>1}=\iiint_{-8}^{\infty}dp_{xj}dp_{yj}dp_{zj}$$

$$\times\exp\left(-i\frac{\lambda}{2m}p_{xj}^{2}\right)\exp\left(-i\frac{\lambda}{2m}p_{yj}^{2}\right)\exp\left(-i\frac{\lambda}{2m}p_{zj}^{2}\right).$$

従って

$$I_1=\text{const.}\ (\lambda+\mu)^{-3/2},$$

及び

$$I_{j>1}=\text{const.}\ \lambda^{-3/2}.$$

故に

$$\prod_{j=1}^{n}I_j=\text{const.}\ (\lambda+\mu)^{-3/2}\lambda^{-3(n-1)/2}.$$

従って

$$\varphi(\epsilon)=\text{const.}\iint_{-\infty}^{\infty} d\lambda d\mu e^{i\lambda E}e^{i\mu\epsilon}(\lambda+\mu)^{-3/2}\lambda^{-3(n-1)/2}$$

先ず $x=\lambda+\mu$ と置換して，μ 積分の代りに x 積分を行えば

$$\varphi(\epsilon)=\text{const.}\ \epsilon^{2/1}\int_{-\infty}^{\infty} d\lambda e^{i\lambda(E-\epsilon)}\lambda^{-3(n-1)/2}$$

さらに $y=\lambda(E-\epsilon)$ とおけば

$$\varphi(\epsilon)=\text{const.}\ \epsilon^{2/1}(E-\epsilon)^{(3n-5)/2}\int_{-\infty}^{\infty} dye^{iy}y^{-3(n-1)/2}$$

y 積分の収斂性に関しては付録で議論する。結局

$$\varphi(\epsilon)=\text{const.}\ \epsilon^{2/1}(E-\epsilon)^{(3n-5)/2}$$

となり，従来の step by step の方法（7・4）と同一結果が得られる。

§8.　エネルギー及び運動量保存粒子系の分布函数

可視及び近紫外の輻射線照射をうけた分子の分裂はいわゆる光化学に属する。また極めて短波長の，従って高エネルギーの光子（x 線，γ 線），或いは高エネルギーの粒子（電子，α 粒子，陽子，など）の照射をうけた分子の分裂はいわゆる放射線化学で取り扱われている。

先ず最も簡単な場合として，照射によってある repulsive な準位に励起された n 原子分子が excess potential energy E を与えられて，n 個の構成原子にばらばらに分裂する場合を考察しよう　n 個の破片がすべて単原子遊離基でも，イオンでも，或いは両者の混合でも構わないが，とにかくエネルギー保存のみならず，運動量保存をも考慮に入れねばならない。しかし簡単のため，親分子がはじめ静止していたと仮定しても一般性を害わない。

さてある一種の粒子，即ち質量 m_1 なる原子またはイオンの取得するエネルギーが ϵ —— $\epsilon+d\epsilon$ なる比確率を $\varphi_1(\epsilon)d\epsilon$ とすれば，求むる分布函数は直ちに次の如くかけるであろう。

$$\varphi_1(\epsilon)=\Big[\prod_{j=1}^{n}\iiint_{v} dx_j dy_j dz_j\iiint_{-\infty}^{\infty} dp_{xj}dp_{yj}dp_{zj}\Big]\delta\Big(\sum_{j=1}^{n} m_j\boldsymbol{r}_j\Big)$$
$$\times\,\delta\Big(E-\sum_{j=1}^{n}\frac{p_{xj}{}^2+p_{yj}{}^2+p_{zj}{}^2}{2m}\Big)\delta\Big(\sum_{j=1}^{n}\boldsymbol{P}_j\Big)\delta\Big(\epsilon-\frac{p_{x_1}{}^2+p_{y_1}{}^2+p_{z_1}{}^2}{2m}\Big)\quad(8\cdot1)$$

（8・1）を（7・8）によってかきかえると

$$\varphi_1(\epsilon)=\text{const.}\Big[\prod_{j=1}^{n}\iiint_{-\infty}^{\infty} dp_{xj}dp_{yj}dp_{zj}\Big]\int_{-\infty}^{\infty} d\lambda\,\exp\Big[i\lambda\Big(E-\sum_{j=1}^{n}\frac{p_{xj}{}^2+p_{yj}{}^2+p_{zj}{}^2}{2m_j}\Big)\Big]$$
$$\times\iiint_{-\infty}^{\infty} d^3\boldsymbol{\mu}\exp\Big(i\boldsymbol{\mu}\cdot\sum_{j=1}^{n}\boldsymbol{P}_j\Big)\int_{-\infty}^{\infty} d\nu\exp\Big[i\nu\Big(\epsilon-\frac{p_{x_1}{}^2+p_{y_1}{}^2+p_{z_1}{}^2}{2m_1}\Big)\Big]$$

あるいは

$$\varphi_1(\epsilon)=\text{const.}\int_{-\infty}^{\infty}d\lambda e^{i\lambda E}\int_{-\infty}^{\infty}d\nu e^{i\nu\epsilon}\int_{-\infty}^{\infty}d^3\boldsymbol{\mu}\prod_{j=1}^{n}I_j \tag{8・2}$$

となる。ここに

$$I_1=\iiint_{-\infty}^{\infty}dp_{x_1}dp_{y_1}dp_{z_1}\exp\left[-i\frac{\lambda+\nu}{2m_1}({p_{x_1}}^2+{p_{y_1}}^2+{p_{z_1}}^2)+i(\mu_x p_{x_1}+\mu_y p_{y_1}+\mu_z p_{z_1})\right]$$

及び

$$I_{j\neq 1}=\iiint_{-\infty}^{\infty}dp_{xj}dp_{yj}dp_{zj}\exp\left[-i\frac{\lambda}{2m_j}({p_{xj}}^2+{p_{yj}}^2+{p_{zj}}^2)+i(\mu_x p_{xj}+\mu_y p_{yi}+\mu_z p_{zj})\right]$$

である。

運動量積分はすべて同じ形であって，次の如く積分される。

$$\int_{-\infty}^{\infty}dx\exp(-iax^2+ibx)=e^{-i\pi/4}\sqrt{\pi/a}\exp(ib^2/4a), \tag{8・3}$$

ここに a は real である。従って

$$I_1=\text{const.}\ (\lambda+\nu)^{-3/2}\exp\left[i\frac{m_1}{2(\lambda+\nu)}({\mu_x}^2+{\mu_y}^2+{\mu_z}^2)\right],$$

及び

$$I_{j\neq 1}=\text{const.}\ \lambda^{-3/2}\exp\left[i\frac{m_j}{2\lambda}({\mu_x}^2+{\mu_y}^2+{\mu_z}^2)\right],$$

故に

$$\prod_{j=1}^{n}I_j=\text{const.}\ (\lambda+\nu)^{-3/2}\lambda^{-3(n-1)/2}\exp\left[\frac{i}{2}\left(\frac{m_1}{\lambda+\nu}+\frac{\sum_{j=2}^{n}m_j}{\lambda}\right)({\mu_x}^2+{\mu_y}^2+{\mu_z}^2)\right]$$

これを (8・2) に入れれば，結局 λ, $\boldsymbol{\mu}$, 及び ν 積分を行うことによって $\varphi_1(\epsilon)$ が求まる。先ず $\boldsymbol{\mu}$ 積分は (8・3) により

$$I_\mu=\iiint_{-\infty}^{\infty}d\mu_x d\mu_y d\mu_z\exp\left[i\frac{1}{2}\left(\frac{m_1}{\lambda+\nu}+\frac{M-m_1}{\lambda}\right)({\mu_x}^2+{\mu_y}^2+{\mu_z}^2)\right]$$

$$=\left(\frac{m_1}{\lambda+\nu}+\frac{M-m_1}{\lambda}\right)^{-3/2},$$

ここに

$$M=\sum_{j=1}^{n}m_j,$$

従って

$$\varphi_1(\epsilon)=\text{const.}\int_{-\infty}^{\infty}d\lambda\frac{e^{i\lambda E}}{\lambda^{3(n-2)/2}}\int_{-\infty}^{\infty}d\nu\frac{e^{i\nu\epsilon}}{[M\lambda+(M-m_1)\nu]^{3/2}}$$

となる。まず ν 積分を行うために

$$M\lambda+(M-m_1)\nu=\xi$$

なる変数変換を行うと

$$\mu_1(\epsilon)=\text{const.}\int_{-\infty}^{\infty}d\lambda\frac{\exp\left[i\lambda\left(E-\frac{M}{M-m_1}\epsilon\right)\right]}{\lambda^{3(n-2)/2}}\int_{-\infty}^{\infty}d\xi\frac{\exp\left(i\frac{\epsilon}{M-m_1}\xi\right)}{\xi^{3/2}}$$

さらに変数変換を行い

$$\frac{\epsilon}{M-m_1}\xi=\eta,$$

及び

$$\lambda\left(E-\frac{M\epsilon}{M-m_1}\right)=\zeta,$$

とおくと，結局

$$\varphi_1(\epsilon)=\text{const.}\ \epsilon^{1/2}\left(E-\frac{M}{M-m_1}\epsilon\right)^{(3n-8)/2}\int_{-\infty}^{\infty}d\zeta\frac{e^{i\zeta}}{\zeta^{3(n-2)/2}}\int_{-\infty}^{\infty}d\eta\frac{e^{\eta i}}{\eta^{3/2}} \tag{8·4}$$

となる。前§と同様にして，ζ 及び η 積分の収斂性に関しては付録で一括して議論することにする。

従って

$$\varphi_1(\epsilon)=\text{const.}\ \epsilon^{1/2}\left(E-\frac{M}{M-m_1}\epsilon\right)^{(3n-8)/2}\quad(n\geq3) \tag{8·5}$$

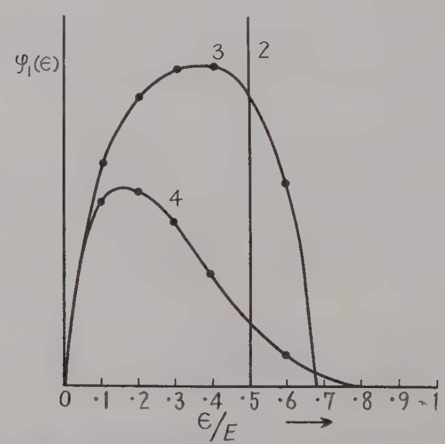


Fig. 1 粒子の質量がすべて等しい場合の $n=2,3,4$ に対するエネルギー分布函数

但し $n=2$ のときは

$$\varphi_1(\epsilon)=\text{const.}\ \epsilon^{1/2}\delta\left(E-\frac{M}{M-m}\epsilon\right). \tag{8·6}$$

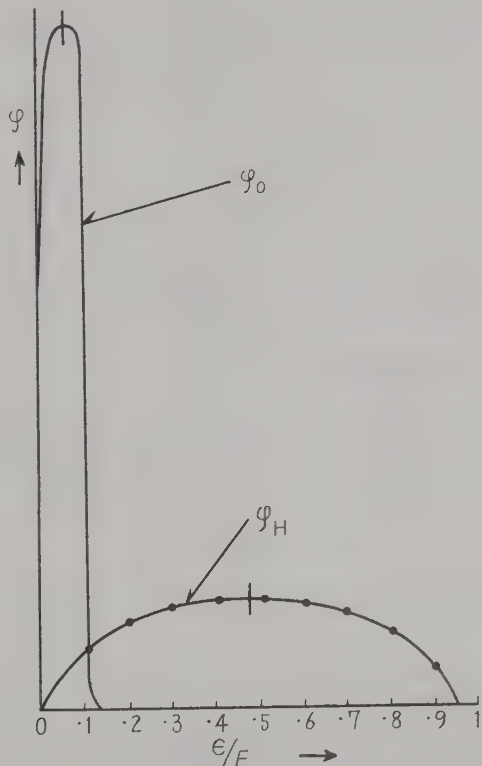


Fig. 2 $H_2O \to H+H+O$, の場合のHおよびOのエネルギー分布函数 φ_H 及び φ_O.

§9. エネルギー，運動量及び角運動量保存粒子系の分布函数 I. 2次元の場合

前節においては，エネルギー，運動量保存系の分布函数を求めたが，本節ではさらに角運動量保存則までも含めた粒子系の分布函数を求めよう。事情を見易くするために，2次元の場合を議論する。即ち，仮想的な平面構造をもった n 原子分子を考え，その構成原子はすべて同種で，その分裂は同一平面内で行われているとする。

先ず，全エネルギー E なる分布函数 $\varphi(E)$ を求める。エネルギー，角運動量保存則は

$$\sum_{j=1}^{n}(p_{xj}^2+p_{yj}^2)/2m=E, \qquad \sum_{j=1}^{n}(x_jp_{yj}-y_jp_{xj})=0$$

但し，角運動量を0にとったのはかんたんのためである。更に重心静止系をとらねばならぬので

$$\sum_{j=1}^{n} x_j = 0, \qquad \sum_{j=1}^{n} p_{xj} = 0, \qquad \sum_{j=1}^{n} y_j = 0, \qquad \sum_{j=1}^{n} p_{yj} = 0$$

が成立たねばならぬ。従って求むる $\varphi(E)$ は

$$\varphi(E) = \left[\prod_{j=1}^{n} \iint dx_j\, dy_j \iint dp_{xj}\, dp_{yj}\right] \delta\left(E - \sum_{j=1}^{n} \frac{p_{xj}^2 + p_{yj}^2}{2m}\right)$$

$$\delta\left\{\sum_{j=1}^{n} (x_j p_{yj} - y_j p_{xj})\right\} \delta\left(\sum_{j=1}^{n} \boldsymbol{P}_j\right) \delta\left(\sum_{j=1}^{n} \boldsymbol{r}_j\right) \tag{9·1}$$

例により，δ 函数のフーリェ表示を使うと

$$\varphi(E) = \text{const.} \int \frac{e^{iE\lambda}}{\lambda^n} \left[\prod_{j=1}^{n} \iint dx_j\, dy_j\right] \delta\left(\sum_{j=1}^{n} x_j\right) \delta\left(\sum_{j=1}^{n} y_j\right)$$

$$\iiint d\mu_x d\mu_y d\nu \cdot e^{\frac{im}{2\lambda}} \sum_{j=1}^{n} [(\mu_x - \nu y_j)^2 + (\mu_y + \nu x_j)^2] \tag{9·2}$$

μ_x, μ_y, ν 積分及び x_1, y_1 積分を実行すると

$$\varphi(E) = \text{const.} \int \frac{e^{iE\lambda}}{\lambda^{n-3/2}} \prod_{j=2}^{n} dx_j dy_j \times \frac{1}{\sqrt{\sum_{j=2}^{n} (x_j^2 + y_j^2) + (\sum_{j=2}^{n} x_j)^2 + (\sum_{j=2}^{n} y_j)^2}} \tag{9·3}$$

結局

$$\varphi(E) = \text{const.}\ E^{n-5/2} \tag{9·4}$$

次の 1 つの分裂原子が取得するエネルギーが ϵ —— $\epsilon + d\epsilon$ なる比確率を $\varphi_1(\epsilon)d\epsilon$ とすると $\varphi_1(\epsilon)$ は次の如くかかれる。

$$\varphi_1(\epsilon) = \left[\prod_{j=1}^{n} \iint dx_j\, dy_j \iint dp_{xj}\, dp_{yj}\right] \delta\left(E - \sum_{j=1}^{n} \frac{p_{xj}^2 + p_{yj}^2}{2m}\right)$$

$$\times\, \delta\left\{\sum_{j=1}^{n} (x_j p_{yj} - y_j p_{xj})\right\} \delta\left(\sum_{j=1}^{n} \boldsymbol{P}_j\right) \delta\left(\sum_{j=1}^{n} \boldsymbol{r}_j\right) \delta\left(\epsilon - \frac{p_{x_1}^2 + p_{y_1}^2}{2m}\right) \tag{9·5}$$

この計算は容易でないので，$n=3$ のときその困難さを示すことにする。再び，δ 函数のフーリェ表示を用いて

$$\varphi_1(\epsilon) = \text{const.} \int d\lambda e^{iE\lambda} \int d\xi e^{i\epsilon\xi} \int d\nu\, d\mu_x d\mu_y$$

$$\times \left[\prod_{j=1}^{3} \iint \delta\left(\sum_{j=1}^{3} x_j\right) \delta\left(\sum_{j=1}^{3} y_j\right) dx_j\, dy_j\right] \frac{1}{\lambda^2(\lambda + \xi)}$$

$$\times \exp\left[\frac{im}{2\lambda} \sum_{j=2}^{3} \{(\mu_x - \nu_{yj})^2 + (\mu_y + \nu_{xj})^2\}\right]$$

$$\times \exp\left[\frac{im}{2(\lambda+\xi)} \{(\mu_x - \nu_{y_1})^2 + (\mu_y + \nu_{x_1})^2\}\right] \tag{9·6}$$

μ_x, μ_y 積分を実施すると

$$\varphi_1(\epsilon) = \text{const.} \int d\lambda e^{iE\lambda} \int d\xi e^{i\epsilon\xi} \left[\prod_{j=2}^{3} \iint dx_j\, dy_j \right] \int d\nu$$

$$\times \frac{1}{\lambda^2(\lambda+\xi)} \cdot \frac{\lambda(\lambda+\xi)}{3\lambda+2\xi} e^{\frac{i\nu^2}{2m}\left[\frac{\sum_{j=2}^{3}(x_j^2+y_j^2)}{\lambda} + \frac{(3\lambda-\xi)\left[\left(\sum_{j=2}^{3} x_j\right)^2 + \left(\sum_{j=2}^{3} y_j\right)^2\right]}{\lambda(3\lambda+2\xi)} \right]} \tag{9·7}$$

次に x_2, x_3, y_2, y_3 を次の如く親座標に移す。

$$\frac{x_2+x_2}{\sqrt{2}} = X_2 \qquad \frac{x_2-x_3}{\sqrt{2}} = X_3 \qquad \frac{y_2+y_3}{\sqrt{2}} = Y_2 \qquad \frac{y_2-y_3}{\sqrt{2}} = Y_3 \tag{9·8}$$

このようにして $\varphi_1(\epsilon)$ は

$$\varphi_1(\epsilon) = \text{const.} \int d\lambda e^{iE\lambda} \int d\xi e^{i\epsilon\xi} \int dX_2 dY_2 dX_3 dY_3$$

$$\times \frac{1}{\lambda^{1/2}(3\lambda+2\xi)^{1/2}} \frac{1}{\sqrt{9\lambda(X_2^2+Y_2^2)+(3\lambda+2\xi)(X_3^2+Y_3^2)}} \tag{9·9}$$

さて，(X_2, Y_2)，(X_3, Y_3) の積分領域をそれぞれ半径 R の円とすると

$$\varphi_1(\epsilon) = \text{const.} \iint d\lambda d\xi e^{iE\lambda} e^{i\epsilon\xi} \frac{(12\lambda+2\xi)^{3/2} - (3\lambda+2\xi)^{3/2} - (9\lambda)^{3/2}}{\lambda^{3/2}(3\lambda+2\xi)^{3/2}} R_3 \tag{9·10}$$

ここで

$$\alpha = 9\lambda, \qquad \beta = 3\lambda+2\xi, \qquad \frac{2E-3\epsilon}{9} = \rho \tag{9·11}$$

とおくと

$$\varphi_1(\epsilon) = \text{const.} \iint e^{\frac{i(\alpha\rho+\beta\epsilon)}{2}} \frac{(\alpha+\beta)^{3/2} - \alpha^{3/2} - \beta^{3/2}}{\alpha^{3/2}\beta^{3/2}} d\alpha d\beta$$

$$= \text{const.} \left[\iint d\alpha d\beta e^{\frac{i(\alpha\rho+\beta\epsilon)}{2}} \frac{1}{\beta^{3/2}} \left\{ \frac{(\alpha+\beta)^{1/2}}{\alpha^{1/2}} - 1 \right\} \right.$$

$$\left. + \iint d\alpha d\beta e^{\frac{i(\alpha\rho+\beta\epsilon)}{2}} \frac{1}{\alpha^{3/2}} \left\{ \frac{(\alpha+\beta)^{1/2}}{\beta^{1/2}} - 1 \right\} \right]$$

$$= \text{const.} \left[\int \frac{e^{\frac{i\beta}{2}\epsilon}}{\beta^{1/2}} \cdot e^{-\frac{i\beta}{4}} \left\{ I_0\left(\frac{\beta\rho}{4}\right) + I_1\left(\frac{\beta\rho}{4}\right) \right\} d\beta \right.$$

$$\left. + \int \frac{e^{\frac{i\alpha}{2}\rho}}{\alpha^{1/2}} \cdot e^{-\frac{i\alpha}{4}\epsilon} \left\{ I_0\left(\frac{\alpha}{4}\epsilon\right) + I_1\left(\frac{\alpha}{4}\epsilon\right) \right\} d\alpha \right] \tag{9·12}$$

この積分を実行すれば $\varphi_1(\epsilon)$ の ϵ dependence は求まる。しかしこれは困難である。

§10. エネルギー，運動量及び角運動量保存粒子系の分布函数 II. 3次元の場合

前節では，粒子の空間を2次元に限ったけれども，本節においては，3次元空間を考える。先ず分布函数 $\varphi(E)$ を求める。保存則は

$$\sum_{j=1}^{n}(p_{xj}^2+p_{yj}^2+p_{zj}^2)/2m=E, \qquad \sum_{j=1}^{n}\boldsymbol{r}_j\times\boldsymbol{P}_j=0$$

更に重心静止座標系をとるので

$$\sum_{j=1}^{n}\boldsymbol{r}_j=0, \qquad \sum_{j=1}^{n}\boldsymbol{P}_j=0$$

結局 $\varphi(E)$ は

$$\varphi(E)=\left[\prod_{j=1}^{n}\iiint dx_j dy_j dz_j \iiint dp_{xj}dp_{yj}dp_{zj}\right]\delta\left(E-\sum_{j=1}^{n}\frac{p_{xj}^2+p_{yj}^2+p_{zj}^2}{2m}\right)$$

$$\times\delta\left(\sum_{j=1}^{n}\boldsymbol{r}_j\times\boldsymbol{P}_j\right)\delta\left(\sum_{j=1}^{n}\boldsymbol{r}_j\right)\delta\left(\sum_{j=1}^{n}\boldsymbol{P}_j\right) \tag{10·1}$$

例により δ 函数のフーリェ表示により

$$\varphi(E)=\text{const.}\int\frac{e^{iE\lambda}}{\lambda^{3/2n}}d\lambda\left[\prod_{j=1}^{n}\iiint dx_j dy_j dz_j\right]\delta\left(\sum_{j=1}^{n}\boldsymbol{r}_j\right)$$

$$\times\iiiiiint d\mu_x d\mu_y d\mu_z d\alpha d\beta d\gamma\cdot\exp\left[\frac{im}{2\lambda}\sum_{j=1}^{n}\{(\mu_x+\beta z_j-\gamma y_j)^2\right.$$

$$\left.+(\mu_y+\gamma x_j-\alpha z_j)^2+(\mu_z+\alpha y_j-\beta x_j)^2\}\right] \tag{10·2}$$

今 $(\alpha,\beta,\gamma)=\boldsymbol{\alpha}$, とし $\boldsymbol{\alpha}, \boldsymbol{r}_j$ のなす角を θ_j とすると

$$(\alpha\times\boldsymbol{r}_j)^2=(\alpha^2+\beta^2+\gamma^2)(x_j^2+y_j^2+z_j^2)\sin^2\theta_i$$

従って

$$\varphi(E)=\text{const.}\int\frac{e^{iE\lambda}}{\lambda^{3/2(n-2)}}d\lambda=\text{const.}\,E^{\frac{3n-8}{2}} \tag{10·3}$$

次に1つの分裂分子が取得するエネルギーが ϵ——$\epsilon+d\epsilon$ なる比確率を $\varphi_1(\epsilon)d\epsilon$ とすると $\varphi_1(\epsilon)$ は次の如くかかれる。

$$\varphi_1(\epsilon)=\left[\prod_{j=1}^{n}\iiint dx_j dy_j dz_j\iiint dp_{xj}dp_{yj}dp_{zj}\right]\delta\left(E-\sum_{j=1}^{n}\frac{p_{xj}^2+p_{yj}^2+p_{zj}^2}{2m}\right)$$

$$\delta\left(\sum_{j=1}^{n}\boldsymbol{r}_j\times\boldsymbol{P}_j\right)\delta\left(\sum_{j=1}^{n}\boldsymbol{P}_j\right)\delta\left(\sum_{j=1}^{n}\boldsymbol{r}_j\right)\delta\left(\epsilon-\frac{p_{x_1}^2+p_{y_1}^2+p_{z_1}^2}{2m}\right) \tag{10·4}$$

前節と同様にして $n=3$ のとき計算すると，やはり $\mu_1(\epsilon)$ の ϵ dependence はかんたんな函数であらわすことはできない。

§11. 破片分子系の分布函数 I. 2次元の場合

一般に多原子分子が分裂する場合，その破片のなかには2個又はそれ以上の原子からなる遊離基が含まれているのが普通である。かような破片分子においてはその重心の並進運動の他に，振動及びその重心のまわりの回転運動を無視することはできない。1つの実例として H_2O_2 分子が2つの OH 基に分裂する場合を考察しよう。OH 基においては H に比して O の質量がはるかに大きいので，O のまわりを H が回転するものと見なすことができる。従って H_2O_2 の Excess potential energy が2つの OH 基の並進運動エネルギーのみならず，OH-bond の振動エネルギー，及び O のまわりの H の回転エネルギーに分配されるであろう。

H_2O_2 分子は立体的構造をもつことが既によく知られているのであるが，今かりに平面的構造をもち，且つまた OH 結合が剛体と仮定して，分裂後の運動がすべて一平面内に束縛されている場合を考えよう。今重心静止系をとり，1つの OH 基の重心の座標を X, Y とする。更にその X 軸となす角を ϕ_1，他の OH 基の X 軸となす角を ϕ_2，それに共軛な運動量をそれぞれ p_{ϕ_1}, p_{ϕ_2} とする。なお X, Y, P_X, P_Y の代りに新変数 R, Φ, P_R, P_Φ を用いる。即ち

$$X = R\cos\Phi, \qquad Y = R\sin\Phi \tag{11·1}$$

$$P_R = \frac{P_X X + P_Y Y}{R}, \qquad P_\Phi = P_Y X - P_X Y \tag{11·2}$$

保存則は

$$E = \frac{P_R^2 + P_\Phi^2/R^2}{m} + \frac{P_{\phi_1}^2 + P_{\phi_2}^2}{2I}, \qquad C = 2P_\Phi + p_{\phi_1} + p_{\phi_2} \tag{11·3}$$

そこで，この OH 基の回転エネルギーが ϵ——$\epsilon + d\epsilon$ である比確率を $\varphi_1(\epsilon)d\epsilon$ とすると

$$\varphi_1(\epsilon) = \int dR dP_R d\Phi dP_\Phi d\phi_1 dp_{\phi_1} d\phi_2 dp_{\phi_2} \cdot \delta\left(\epsilon - \frac{p_{\phi_1}^2}{2I}\right)$$

$$\cdot\,\delta\left[E - \frac{P_R^2 + P_\Phi^2/R^2}{m} - \frac{p_{\phi_1}^2 + p_{\phi_1}^2}{2I}\right]\delta(2P_\Phi + p_{\phi_1} + p_{\phi_2} - c) \tag{11·4}$$

$\Phi, \phi_1, \phi_2, p_{\phi_2}$ 積分を実施すると

$$\varphi_1(\epsilon) = \text{const.}\int dR dP_R dP_\Phi dp_{\phi_1} \cdot \delta\left(\epsilon - \frac{p_{\phi_1}^2}{2I}\right)$$

$$\cdot\,\delta\left[E - \frac{P_R^2 + P_\Phi^2/R^2}{m} - \frac{p_{\phi_1}^2 + (2P_\Phi + p_{\phi_1} - C)^2}{2I}\right] \tag{11·5}$$

p_{ϕ_1} 積分を実施すると

$$\varphi_1(\epsilon) = \frac{\text{const.}}{\sqrt{\epsilon}}\int dR dP_R\, \delta\left[E - \epsilon - \frac{P_R^2}{m} - \frac{P_\Phi^2}{mR^2} - \frac{(\sqrt{2I\epsilon} + P_\Phi - C)^2}{2I}\right]$$

$$\tag{11·6}$$

P_R 積分を実施すると

$$\varphi_1(\epsilon)=\frac{\text{const.}}{\sqrt{\epsilon}}\int\frac{dRdP_\Phi}{\sqrt{E-\epsilon-\frac{P_\Phi{}^2}{mR^2}-\frac{(2P_\Phi+\sqrt{2I\epsilon}-C)^2}{2I}}} \tag{11·7}$$

最後に P_Φ, R 積分を実施する。但し $R\leqslant R_0$ とする。

$$\varphi_1(\epsilon)=\frac{\text{const.}}{\sqrt{\epsilon}}. \qquad \left[E-\epsilon-\frac{(\sqrt{2I\epsilon}-C)^2}{2I+4mR_0{}^2}\geqq 0\right] \tag{11·8}$$

$R_0\to\infty$ のときは

$$\varphi_1(\epsilon)=\frac{\text{const.}}{\sqrt{\epsilon}}. \qquad [E-\epsilon\geqq 0] \tag{11·9}$$

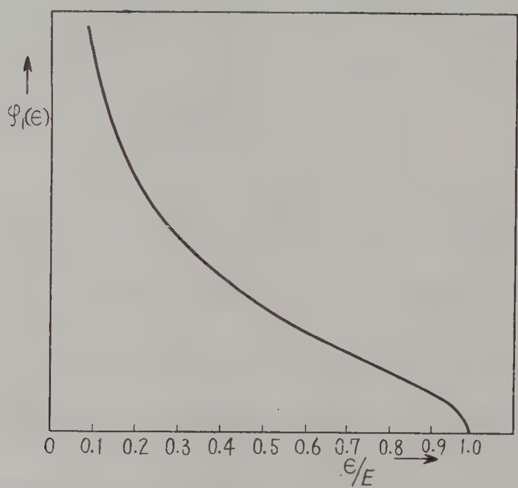


Fig. 3 角運動量を含まない場合の二次元的取扱いによるOH基の回転エネルギー分布函数

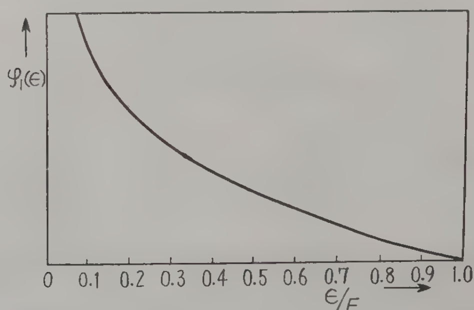


Fig. 4 角運動量を含む場合の二次元的取扱いによるOH基の回転エネルギー分布函数

又，角運動量を無視したときの結果は，同様の計算により

$$\varphi_1(\epsilon)=\text{const.}\frac{\sqrt{E-\epsilon}}{\sqrt{\epsilon}} \tag{11·10}$$

§12. 破片分子系の分布函数 II. 3次元の場合

前算では分子の空間を2次元と仮定した。H_2O_2 分子は基底状態において，O-O 結合軸のまわりに両 OH が互に hindered rotation を行っている[9)]。かような立体的構造をもった H_2O_2 の分裂をさらに厳密に処理するためには，3次元的に取扱わねばならないことは言うまでもない。そのために空間に固定した x, y, z 軸をとり，OH 軸の Z となす角を θ, OH 軸の xy 平面上之の投射と x 軸のなす角を ϕ とすれば，先ず，重心静止系において，エネルギーのみが保存するときは

$$E-\sum_{j=1}^{2}\frac{p_{xj}^2+p_{yj}^2+p_{zj}^2}{2m}-\sum\frac{p_{\theta j}^2+p_{\phi j}^2/\sin^2\theta_j}{2I}=0, \tag{12·1}$$

$$\sum_{j=1}^{2}\boldsymbol{P}_j=0, \tag{12·2}$$

$$\sum_{j=1}^{2}\boldsymbol{r}_j=0. \tag{12·3}$$

この場合，1つの OH の回転エネルギーに関する分布函数 $\varphi_1(\epsilon)$ を求めよう。このとき $\varphi_1(\epsilon)$ は

$$\varphi_1(\epsilon)=\left[\prod_{j=1}^{n}\iiint_v dx_j dy_j dz_j\iiint_{-\infty}^{\infty}dp_{xj}dp_{yj}dp_{zj}\int_0^{\pi}d\theta_j\int_0^{2\pi}d\phi_j\iint_{-\infty}^{\infty}dp_{\theta j}dp_{\phi j}\right]$$
$$\times\delta\left(\sum_{j=1}^{2}\boldsymbol{r}_j\right)\delta\left(\sum_{j=1}^{2}\boldsymbol{P}_j\right)\delta\left[E-\sum_{j=1}^{2}(p_{xj}^2+p_{yj}^2+p_{zj})^2/2m-\sum_{j=1}^{2}(p_{\theta j}^2+p_{\phi j}^2/\sin^2\theta_j)/2I\right]$$
$$\times\delta\left[\epsilon-(p_{\theta_1}^2+p_{\phi_1}^2/\sin^2\theta_1)/2I\right]. \tag{12·4}$$

この計算は今迄と全く同様で

$$\varphi_1(\epsilon)=\text{const.}(E-\epsilon)^{3/2} \tag{12·5}$$

次に角運動量保存則が成立つときは更に

$$\delta\left(\sum_{j=1}^{2}M_{xj}-C_x\right)\delta\left(\sum_{j=1}^{2}M_{yj}-C_y\right)\delta\left(\sum_{j=1}^{2}M_{zj}-C_z\right) \tag{12·6}$$

が付け加わる。ここでも，かんたんのため

$$\boldsymbol{r}_j\times\boldsymbol{P}_j$$

の項を無視すると M_{xj}, M_{yj}, M_{zj} は次の通りである。

$$M_{xj}=-\sin\phi_j p_{\theta j}-\cot\theta_j\cos\phi_j p_{\phi j},$$
$$M_{yj}=\cos\phi_j p_{\theta j}-\cot\theta_j\sin\phi_j p_{\phi j},$$
$$M_{zj}=p_{\phi j}.$$

このときも，同様に計算することができて，

$$\varphi_1(\epsilon)=\text{const.}\,(E-2\epsilon)^{1/2} \tag{12·7}$$

なることが見出されている[10]。

Fig. 5, 6 の曲線は ϵ を回転量子数 k でかきかえて画かれている。また Fig. 6 の点は H_2O_2 分子が電子衝撃をうけて分裂するとき現われる $OH^*(^2\Sigma)$ の有する角運動量分布の実測ダーターを示す。計算の結果は実測点と $k\geqq 24$ でくい違いがおこるように見える。しかしこれは

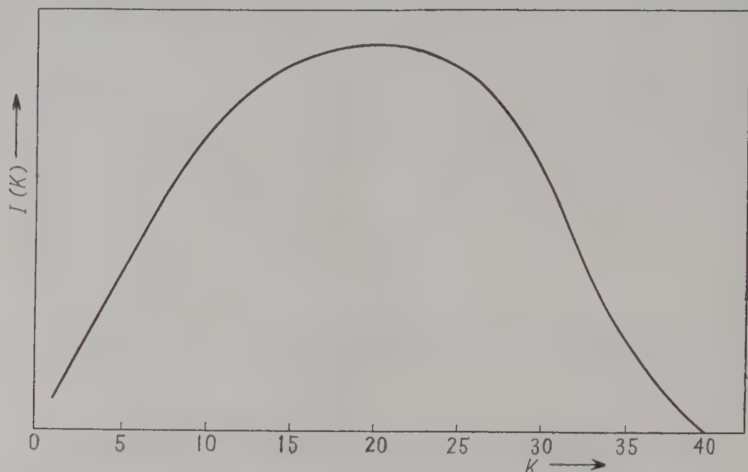


Fig. 5　角運動量を含まない場合の H_2O_2 の分裂に伴う $OH^*(^2\Sigma)$ の角運動量分布

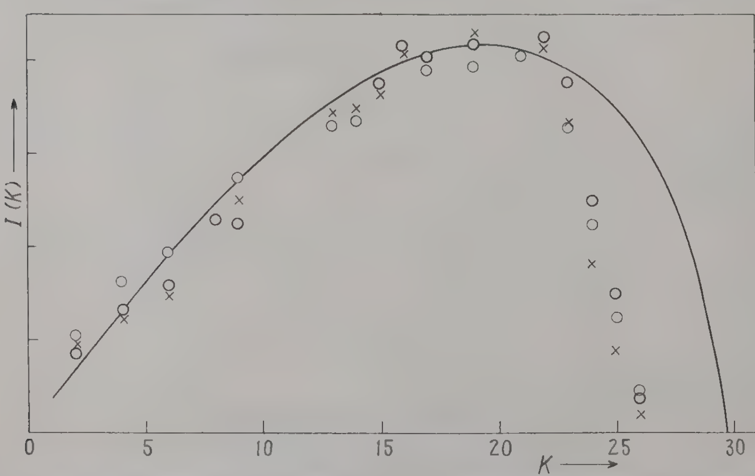


Fig. 6　角運動量を含む場合の H_2O_2 の分裂に伴う $OH^*(^2\Sigma)$ の角運動量分布の実測データと理論曲線

$OH^*(^2\Sigma)$ の $k \geqq 24$ の回転準位が predissociation をおこし寿命が短かくなるのであって，このくい違いは決して理論の不備をつくものとは言えないのである。角運動量を無視した Fig. 5 が全く実験とかけ離れていることは角運動量保存則の無視できないことを示すであろう。

§13. 水分子から分裂した OH 基の回転エネルギー分布

重心静止系において，保存則は

$$E = \frac{\boldsymbol{P}^2}{2m} + \frac{\boldsymbol{M}^2}{2I}, \qquad \boldsymbol{C} = \boldsymbol{L} + \boldsymbol{M} \tag{13·1}$$

ここに，$\boldsymbol{L}$ は H，及び OH の重心，の角運動量の和である。$\boldsymbol{M}$ は OH の重心のまわりの角運動量である。m は H, OH の質量をそれぞれ m_1, m_2 とするとき

$$m = \frac{m_1 m_2}{m_1 + m_2}$$

OH の重心の座標及び共役運動量を極座標であらわす。即ち

$$R, \theta, \Phi, P_R, P_\theta, P_\Phi.$$

直角座標の場合の

$$X, Y, Z, P_X, P_Y, P_Z.$$

との関係は

$$X = R\cos\Phi\sin\theta, \qquad Y = R\sin\Phi\sin\theta, \qquad Z = R\cos\theta. \tag{13·2}$$

$$\left.\begin{aligned} P_R &= P_X\cos\Phi\sin\theta + P_Y\sin\Phi\sin\theta + P_Z\cos\theta, \\ P_\Phi &= -P_X R\sin\Phi\sin\theta + P_Y R\cos\Phi\sin\theta, \\ P_\theta &= P_X R\cos\Phi\cos\theta + P_Y R\sin\Phi\sin\theta - P_Z R\sin\theta. \end{aligned}\right\} \tag{13·3}$$

従って

$$\boldsymbol{P}^2 = P_X{}^2 + P_Y{}^2 + P_Z{}^2 = P_R{}^2 + \frac{P_\theta{}^2}{R^2} + \frac{P_\Phi{}^2}{R^2\sin^2\theta} \tag{13·4}$$

又

$$\boldsymbol{L}^2 = \left(1 + \frac{m_2}{m_1}\right)^2 \left(P_\theta{}^2 + \frac{P_\Phi{}^2}{\sin^2\theta}\right) \tag{13·5}$$

更に OH の回転座標及びその共役座標を

$$\theta, \phi, p_\theta, p_\phi \tag{13·6}$$

であらわす。従って，$\boldsymbol{M}$は次の如くかきあらわされる。

$$\left.\begin{aligned} M_X &= -\sin\phi\, p_\theta - \cot\theta\cos\phi\, p_\phi, \\ M_Y &= \cos\phi\, p_\theta - \cot\theta\sin\phi\, p_\phi, \\ M_Z &= \qquad\qquad\qquad\quad p_\phi. \end{aligned}\right\} \tag{13·7}$$

又

$$\boldsymbol{M}^2 = p_\vartheta{}^2 + p_\phi{}^2/\sin^2\theta \tag{13·8}$$

OH 基の回転エネルギー分布函数 $\varphi(\epsilon)$ は

$$\varphi(\epsilon) = \text{const.} \int dRd\theta d\Phi dP_R dP_\theta dP_\Phi d\theta d\phi dp_\theta p p_\phi$$

$$\times \delta\left[E - \frac{\boldsymbol{P}^2}{2m} - \frac{\boldsymbol{M}^2}{2I}\right] \delta\left[\epsilon - \frac{\boldsymbol{M}^2}{2I}\right] \delta\left[\boldsymbol{L} + \boldsymbol{M} - \boldsymbol{C}\right] \tag{13·9}$$

$$\frac{\partial(\theta, p_\theta, p_\phi)}{\partial(M_X, M_Y, M_Z)} = \frac{M_Z}{M_Z{}^2 + (\cos\phi M_X + \sin\phi M_Y)^2} \tag{13·10}$$

を用いると

$$\theta, p_\theta, p_\phi \longrightarrow M_X, M_Y, M_Z$$

なる変数変換により (13・9) の最後の δ 函数は除かれて，かんたんな結果がえられる。なお φ 積分もかんたんにえられるので，結局

$$\varphi(\epsilon) = \text{const.} \int dRdP_R d\Phi d\theta dP_\theta dP_\Phi$$

$$\delta\left[E - \frac{\boldsymbol{P}^2}{2m} - \frac{(\boldsymbol{L}-\boldsymbol{C})^2}{2I}\right] \delta\left[\epsilon - \frac{(\boldsymbol{L}-\boldsymbol{C})^2}{2I}\right] \frac{1}{\sqrt{(\boldsymbol{L}-\boldsymbol{C})^2}} \tag{13·11}$$

$(\theta, P_\theta, P_\Phi) \longrightarrow (\xi, \eta, L)$ を次の如く実行する：

$$\left.\begin{aligned} \frac{1}{(1+\frac{m_2}{m_1})} L\sin\xi\cos\eta &= -\sin\Phi P_\theta - \cot\theta\cos\Phi P_\Phi, \\ \frac{1}{(1+\frac{m_2}{m_1})} L\sin\xi\sin\eta &= \cos\Phi P_\theta - \cot\theta\sin\Phi P_\Phi, \\ \frac{1}{(1+\frac{m_2}{m_1})} L\cos\xi &= P_\Phi. \end{aligned}\right\} \tag{13·12}$$

ここで $\boldsymbol{C}$ を z 軸にとる。変換のヤコービアンは

$$\frac{\partial(\theta, P_\theta, P_\Phi)}{\partial(\xi, \eta, L)} = \frac{L\tan\xi}{1 + \tan^2\xi\cos(\eta - \phi)} \frac{1}{(1+\frac{m_2}{m_1})}$$

(13・11) において，η, Φ 積分を実行すると

$$\varphi(\epsilon) = \text{const.} \int dRdP_R d\xi \sin\xi dL \frac{L}{\sqrt{L^2 + C^2 - 2LC\cos\xi}}$$

$$\delta\left[E - \frac{P_R{}^2}{2m} - \frac{L^2}{2mR^2}\left(\frac{m}{m_2}\right)^2 - \frac{L^2 + C^2 - 2LC\cos\xi}{2I}\right] \delta\left[\epsilon - \frac{L^2 + C^2 - 2LC\cos\xi}{2I}\right] \tag{13·13}$$

今

$$\sqrt{L^2+C^2-2LC\cos\xi}=t \tag{13·14}$$

とおくと

$$\varphi(\epsilon)=\text{const.}\int dRdP_RdL\cdot\delta\left(\epsilon-\frac{t^2}{2I}\right)dt$$

$$\times\delta\left[E-\frac{P_R^{\,2}}{2m}-\frac{L^2}{2mR^2}\left(\frac{m}{m_2}\right)^2-\frac{t^2}{2I}\right] \tag{13·15}$$

t 積分を実施すると

$$\varphi(\epsilon)=\frac{\text{const.}}{\sqrt{\epsilon}}\int dRdP_RdL\cdot\delta\left[E-\epsilon-\frac{P_R^{\,2}}{2m}-\frac{L^2}{2mR^2}\left(\frac{m}{m_2}\right)^2\right] \tag{13·16}$$

更に P_R 積分を実施すると

$$\varphi(\epsilon)=\frac{\text{const.}}{\sqrt{\epsilon}}\int dR\,dL\frac{1}{\sqrt{E-\epsilon-\dfrac{L^2}{2mR^2}\left(\dfrac{m}{m_2}\right)^2}} \tag{13·17}$$

(13・14) より

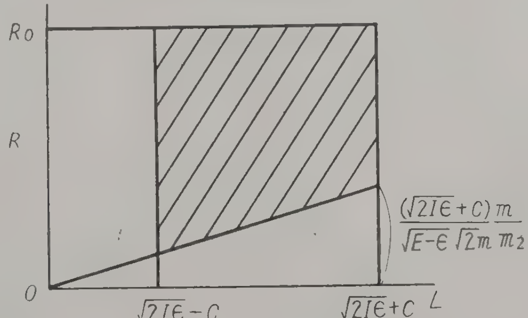
1) $\sqrt{2I\epsilon}\geqq C$ のとき

$$\sqrt{2I\epsilon}-C\leqq L\leqq\sqrt{2I\epsilon}+C$$

2) $\sqrt{2I\epsilon}<C$ のとき

$$C-\sqrt{2I\epsilon}\leqq L\leqq\sqrt{2I\epsilon}+C$$

R, L 積分領域は，例えば 1) の場合，下図の斜線部分になる。



従って，結局

$$\varphi(\epsilon)=\frac{\text{const.}}{\sqrt{\epsilon}(E-\epsilon)}\left[\frac{\sqrt{2}\,m_2}{\sqrt{m}}R_0(E-\epsilon)\left\{\sin^{-1}\frac{\sqrt{m}\,(\sqrt{2I\epsilon}+C)}{\sqrt{2}\,m_2R_0\sqrt{E-\epsilon}}\right.\right.$$

$$\left.-\sin^{-1}\frac{\sqrt{m}\,(\sqrt{2I\epsilon}-C)}{\sqrt{2}\,m_2R_0\sqrt{E-\epsilon}}\right\}+(\sqrt{2I\epsilon}+C)\sqrt{(E-\epsilon)-\frac{m(\sqrt{2I\epsilon}+C)^2}{2m_2^{\,2}R_0^{\,2}}}$$

$$\left.-(\sqrt{2I\epsilon}-C)\sqrt{(E-\epsilon)-\frac{m(\sqrt{2I\epsilon}-C)^2}{2m_2^{\,2}R_0^{\,2}}}\right] \tag{13·18}$$

2) の場合も同様にして

$$\varphi(\epsilon)=\frac{\text{const.}}{\sqrt{\epsilon(E-\epsilon)}}\left[\frac{\sqrt{2}\,m_2R_0}{\sqrt{m}}(E-\epsilon)\left\{\sin^{-1}\frac{\sqrt{m}\,(\sqrt{2I\epsilon}+C)}{\sqrt{2}\,m_2R_0\sqrt{(E-\epsilon)}}\right.\right.$$

$$\left.-\sin^{-1}\frac{\sqrt{m}\,(C-\sqrt{2I\epsilon})}{\sqrt{2}\,m_2R_0\sqrt{E-\epsilon}}\right\}+(\sqrt{2I\epsilon}+C)\sqrt{(E-\epsilon)-\frac{m(\sqrt{2I\epsilon}+C)^2}{2m_2{}^2R_0{}^2}}$$

$$\left.-(C-\sqrt{2I\epsilon})\sqrt{(E-\epsilon)-\frac{m(\sqrt{2I\epsilon}-C)^2}{2m_2{}^2R_0{}^2}}\right] \tag{13·19}$$

$R_0\longrightarrow\infty$とするときはかんたんになる

1) $\sqrt{2I\epsilon}>C$ のとき

$$\varphi(\epsilon)=\frac{\text{const.}}{\sqrt{\epsilon}\,\sqrt{E-\epsilon}} \tag{13·20}$$

2) $\sqrt{2I\epsilon}<C$ のとき

$$\varphi(\epsilon)=\frac{\text{const.}}{\sqrt{\epsilon}\,\sqrt{E-\epsilon}}\,\frac{\sqrt{2I\epsilon}}{C} \tag{13·21}$$

次に角運動量保存則を含まない場合を調べてみよう。例によって

$$\varphi(\epsilon)=\text{const.}\int dRd\theta d\Phi dP_RdP_\theta dP_\Phi d\theta d\phi dp_\theta dp_\phi$$

$$\times\,\delta\left[E-\frac{\boldsymbol{P}^2}{2m}-\frac{\boldsymbol{M}^2}{2I}\right]\delta\left(\epsilon-\frac{\boldsymbol{M}^2}{2I}\right) \tag{13·22}$$

かんたんな計算により

$$\varphi(\epsilon)=\text{const.}\sqrt{E-\epsilon} \tag{13·23}$$

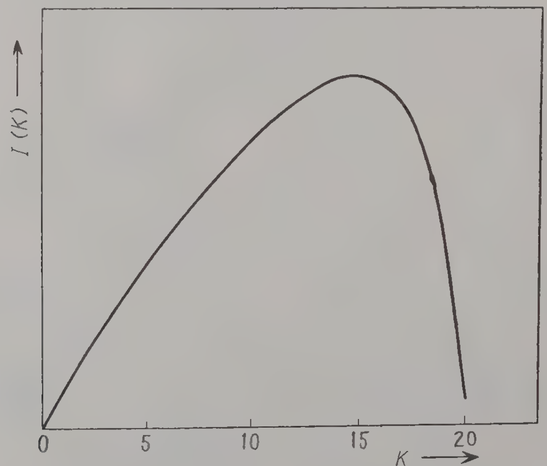


Fig. 7 角運動量を含まないとき，H_2O から分裂した OH 基の角運動量分布

$\epsilon = Bk(k+1)$ として k に関する分布函数を各場合について図示すると次の通りである。

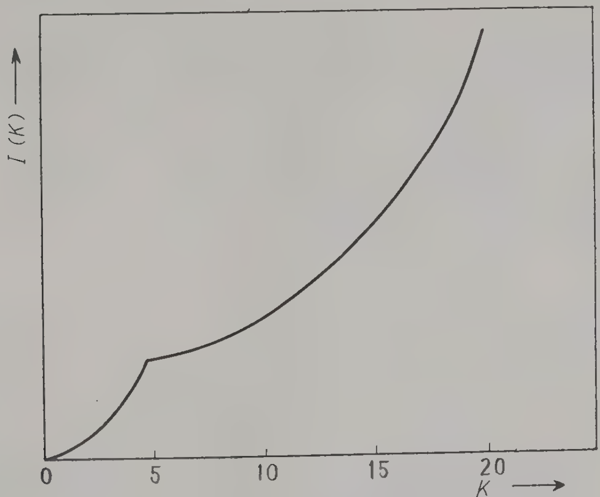


Fig. 8　H_2O から分裂した OH 基の角運動量分布（$R_o \to \infty$）

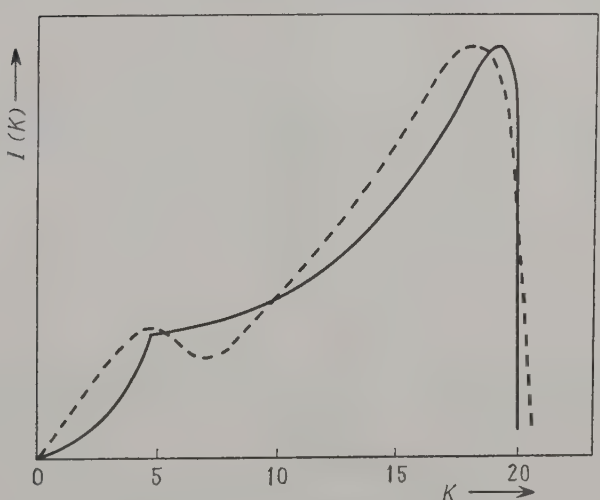


Fig. 9　H_2O から分裂した OH 基の角運動量分布（R_o 有限）点線は実測値

* OHの長さを r_1 とするとき，effective interaction volume を $2r_1$ 程度にとった場合の R_o を用いる。

§14.　あ　と　が　き

以上において，多原子分子の分裂によって現われる遊離基のエネルギー分布を統計力学的に求めるための基本的方法が示された。即ち状態空間の体積積分を実施するために，δ 函数

を利用する方法である。そして δ 函数の arguments としては独立な大局的一価積分系を採るべきことが結論された。

この基本方針に従って，エネルギー保存粒子系；エネルギー，運動量保存粒子系；及びエネルギー，角運動量，運動量保存粒子系などいくつかの例題に対する応用計算が示された。かようにして，従来の計算法と同じく同一の結果がえられるばかりでなく，この方法がいかに直截簡明であるかが例証された。

H_2O の計算は，大阪大学理学部春日隆博士により最初に，独立になされた。この論文は "渡辺茂：三重県立大学研究年報第II部自然科学，第III巻第3号，135——158，(1961)" においてなされたものを発展させたものである。

付 録

本論において次の形の積分：

$$\int_{-\infty}^{\infty} y^{-\frac{n}{2}} e^{iy} dy \qquad (n:\text{正整数}) \tag{A·1}$$

がしばしば現われたが，その収斂性には触れなかった。このような積分は δ 函数のフーリェ表示を形式的に使用したことにより生じる。さて，(A·1) はそのままでは収斂しないが，適当な原点を通らない積分路を用いると収斂する。そこで，(5·8) 式に戻り，$\delta(x)$ のフーリェ表示として

$$\delta(x) = (2\pi)^{-1}\int_{-\infty-iw}^{\infty-iw} e^{ix\lambda} d\lambda, \ (w>0), \tag{5·8$'$}$$

を用いることにする。§5 の I_i 等が収斂するために，積分路は実軸の下を通らねばならない。なお，(A·1) において n が偶数か奇数かを区別すると，次の二種類の複素積分を調べればよいことが分る：

$$F(l) = \int_{-\infty-iw}^{\infty-iw} y^{-l-1} e^{iy} dy, \ (l \geqq 0, \text{整 数}), \tag{A·2}$$

$$G(l) = \int_{-\infty-iw}^{\infty-iw} y^{-l-\frac{1}{2}} e^{iy}, \ (l \geqq 0, \text{整 数}). \tag{A·3}$$

先ず (A·2) を求める。そのために次の閉路を考える。但し $\widehat{\mathrm{CDA}}$ は B を中心とする半円。

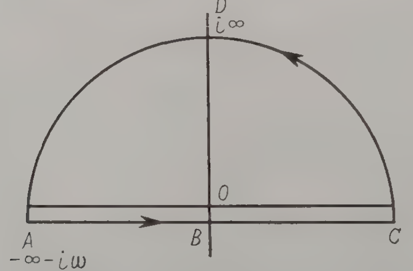


Fig. 10

このとき

$$\frac{1}{2\pi i}\oint z^{-l-1}e^{iz}dz=\frac{1}{2\pi i}F(l)+\frac{1}{2\pi i}\int_{CDA}z^{-l-1}e^{iz}dz$$

となり，右辺の第二項は0となる。一方，左辺は $l+1$ 次の極をもつ閉路積分で

$$左\ 辺=\frac{1}{l!}\left[\frac{d^l}{dz^l}e^{iz}\right]_{z=0}=\frac{i^l}{l!}$$

結局

$$F(l)=\frac{i^l}{l!}2\pi i$$

ここで注意すべきことは，コーシーの主値との関聯である。P をコーシーの主値とすると

$$P\int_{-\infty}^{\infty}\frac{e^{iy}}{y}dy=\lim_{\in\to 0}\left\{\int_{-\infty}^{-\in}\frac{e^{iy}}{y}dy+\int_{\in}^{\infty}\frac{e^{iy}}{y}dy\right\}=\pi i$$

$F(0)=2\pi i$ であるが，これは積分路の違いである。

次に（A･3）を求める。先ず $l=0$ の場合を調べる。このとき次の閉路をとる。

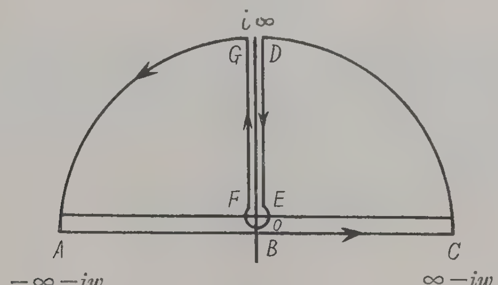


Fig. 11

このとき

$$\oint_{ACDEFGA}z^{-\frac{1}{2}}e^{iz}dz=G(0)+\int_{DE}z^{-\frac{1}{2}}e^{iz}dz+\int_{FG}z^{-\frac{1}{2}}e^{iz}dz$$

左辺が0であるから

$$G(0)=-\int_{DE}z^{-\frac{1}{2}}e^{iz}dz-\int_{FG}z^{-\frac{1}{2}}\partial^{iz}dz$$

これを計算すると

$$G(0)=2\sqrt{\pi}\ e^{\frac{\pi}{4}i}$$

$G(l)$ の場合は次の如く考えよう。一回部分積分をすると

$$G(l)=\int_{-\infty-iw}^{\infty-iw}\frac{e^{iz}}{z^{l+\frac{1}{2}}}dz=\frac{-e^{iz}}{(l-\frac{1}{2})z^{l-\frac{1}{2}}}\Bigg|_{-\infty-iw}^{\infty-iw}+\frac{i}{l-\frac{1}{2}}\int_{-\infty-iw}^{\infty-iw}\frac{e^{iz}}{z^{l+\frac{1}{2}}}dz$$

右辺第一項は 0 となる。これを続けると

$$G(l)=\frac{i^l}{(l-\frac{1}{2})\cdots\frac{3}{2}\cdot\frac{1}{2}}\int_{-\infty-iw}^{\infty-iw}\frac{e^{iz}}{z^{\frac{1}{2}}}dz=\frac{2\sqrt{\pi}\,e^{\frac{l+1/2}{2}\pi i}}{(l-\frac{1}{2})(l-\frac{3}{2})\cdots\frac{3}{2}\cdot\frac{1}{2}}.$$

文 献

0) H. M. Rosenstock et al.: Proc. N. A. S., 38, 667 (1952)
1) 伏見：岩波講座，現代物理学 “力学” 下巻 第 5 章.
2) 山内：“一般力学” 第二篇. (1941)，岩波書店.
3) E. T. Whittaker: Analytical Dynamics, §XI.
4) A. I. Khinchin: Mathematical Foundations of Statistical Mechanics.
5) ランダウ，リフシッツ：統計物理学，上巻.
6) 伏見：量子統計力学. B.，共立出版.
7) J. V. Lepore and R. N. Stuart: Phys. Rev. 94, 1724 (1954)
8) R. H. Milburn: Revs. Modern Physics, 27, 1 (1955)
9) G. Herzberg: “Molecular Spectra and Molecular Structure, II,” 302, 1951, (D. Van Nostrand Company. Inc.)
10) T. Horie, S. Watanabe, and K. Kurata: J. Chem. Phys., 31, 783, 1959,

Summary

Energy distributions among free radicals split by electron impact from polyatomic molecules are discussed in general on the basis of the satistical theory. For this purpose, in addition to the laws of energy and linear momentum, the conservation of angular momentum is attempted to be taken into consideration, by use of Dirac's delta functions as follows

$$\delta\left(E-\sum_i\frac{\boldsymbol{P}_i^2}{2m_i}-\sum_i\frac{\boldsymbol{M}_i^2}{2I_i}\right),$$

$$\delta\left(\sum_i\boldsymbol{P}_i\right),$$

and

$$\delta\left(\sum_i\boldsymbol{r}_i\times\boldsymbol{P}_i+\sum_i\boldsymbol{M}_i-\boldsymbol{C}\right),$$

where $\boldsymbol{M}_i$ is the angular momentum of the i th free radical.

After a series of discussions from various angles, several examples of numerical calculation are also shown in comparison with experimental data.